

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

UTILISATION DE LA VALEUR ÉCOLOGIQUE DES HABITATS URBAINS
POUR DÉTERMINER LA DIVERSITÉ ENTOMOLOGIQUE ET LE SUCCÈS DES
ESPÈCES EXOTIQUES DE CARABES (COLEOPTERA : CARABIDAE)

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
SAMUEL PINNA

AVRIL 2007

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Merci à Éric Lucas, mon directeur de recherche, qui malgré vents et marées, a su m'encourager à continuer mes recherches en entomologie urbaine. Ce travail de mémoire a été un apprentissage de recherche ardue : quête continuelle de financement, planification et réalisation des expériences avec des ressources limitées, conflit d'intérêt avec les ratons laveurs du mont Royal, désarroi face à l'indispensable et impalpable outil statistique, long labeur de rédaction en période estivale, etc. Mais l'on s'en sort que plus accompli, et pour ca, merci encore à Éric, ainsi qu'à ma conjointe Hironnelle Varady-Szabo et à toute ma famille, qui m'ont toujours guidé et encouragé dans mes choix parfois difficiles.

Merci à tous les membres, passés et présents, du laboratoire de lutte biologique de l'UQAM pour les échanges scientifiques constructifs et enrichissants, notamment lors des palpitantes réunions de laboratoire, mais aussi et surtout, pour leur amitié précieuse. Je veux donc remercier très sincèrement : Annabelle Firlej, Arnaud Sentis, Benoît Guénard, Bruno Fréchette, Claudio Nunes, Geneviève Labrie, Hugo Trottier, Isabelle Desjardins, Jacinthe Tremblay, Jennifer de Almeida, Julie Bourgeault, Louise Voynaud, Martin Vallade, Mircea Bejan, Nathalie Roullé, Olivier Aubry et Olivier Castonguay.

Merci à Alain Meilleur, Denis Tardif, Patrick Boivin, Pierre Jalbert et Suzanne Deguire du Comité consultatif sur l'environnement (Université de Montréal) sans qui ce projet n'aurait pas eu lieu. Un merci tout particulier pour Patrick Boivin qui a préalablement réalisé le travail d'inventaire de la flore, et part le fait même, m'a offert une opportunité unique de mieux comprendre la dynamique des insectes en milieu urbain.

Merci, au Musée d'entomologie Lyman (Université McGill) pour l'accès aux spécimens de référence; à la Collection Ouellet-Robert (Université de Montréal) pour la conservation des insectes du mont Royal; à Yves Bousquet (Collection Nationale du Canada) pour l'aide dans l'identification taxinomique; à Yves Prairie (UQAM) et Yoav Benjamini (Université de Tel Aviv) pour les conseils en statistique; et finalement, merci à Éric Richard et à l'ensemble des membres du Centre de la Montagne pour leur connaissance intime de cet environnement si singulier et plein de belles surprises qu'est le parc du mont Royal.

Je tiens encore à remercier mon Hirondelle, qui fait bien plus que de m'accompagner dans la vie, mais qui tout simplement la sublime. Grâce à elle j'ai su trouver la volonté nécessaire pour assumer sainement les aléas du monde universitaire et finaliser consciencieusement ce projet de recherche.

AVANT-PROPOS

Le premier article de ce mémoire « Relevance of using a vegetation-based method to conserve urban insect diversity » sera soumis à la revue *Journal of Insect Conservation*. Le deuxième article « Effet de la valeur écologique des habitats urbains sur le succès d'invasion de *Carabus nemoralis* Müller (Coleoptera : Carabidae) » sera traduit en anglais et soumis à la revue *Biological Invasion*. Lors de ce travail de recherche, j'ai effectué le choix du plan d'expérimentation, l'échantillonnage des insectes, l'identification des spécimens, l'analyse statistiques des données, et la rédaction des deux articles à titre de premier auteur. Mon directeur de recherche et deuxième auteur des deux articles, Éric Lucas, m'a accompagné lors de ces différentes étapes. Co-auteurs du premier article, Patrick Boivin, a fourni les données relatives à la flore et réalisé la carte des habitats, tandis qu'Hirondelle Varady-Szabo a participé à l'analyse des données et à la rédaction.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	iv
LISTE DES FIGURES	vii
LISTE DES TABLEAUX ET APPENDICES	ix
RÉSUMÉ	xi

INTRODUCTION

1.1 Les écosystèmes urbains

<i>1.1.1 Impacts de l'urbanisation</i>	1
<i>1.1.2 Prédominance et effets des espèces exotiques en milieu urbain</i>	1
<i>1.1.3 Habitats urbains : diversifiés et méconnus</i>	2

1.2 Évaluation écologique des habitats

<i>1.2.1 La Valeur écologique pour la région urbaine de Montréal</i>	4
<i>1.2.2 Indicateur faunique complémentaire : les insectes</i>	5
<i>1.2.3 Approches basées sur la végétation pour conserver les insectes</i>	7
<i>1.2.4 Indice de valeur écologique et communautés de carabes</i>	8

1.3 Succès des espèces exotiques

<i>1.3.1 Dominance des espèces exotiques de carabes</i>	9
<i>1.3.2 Résistance biotique et succès des espèces envahissantes</i>	10
<i>1.3.3 Carabus nemoralis : autoécologie d'une espèce envahissante</i>	12

1.4 Importance de l'étude	12
----------------------------------	----

1.5 Objectifs de l'étude	14
---------------------------------	----

ARTICLE I**RELEVANCE OF USING A VEGETATION-BASED METHOD TO****CONSERVE URBAN INSECT DIVERSITY.....17**

Introduction.....18

Materials and methods.....20

Results.....23

Discussion.....25

Literature cited.....30

ARTICLE II**EFFET DE LA VALEUR ÉCOLOGIQUE DES HABITATS URBAINS SUR LE****SUCCÈS D'INVASION DE *CARABUS NEMORALIS* MÜLLER****(COLEOPTERA : CARABIDAE).....46**

Introduction.....47

Matériels et méthodes.....49

Résultats.....53

Discussion.....55

Littérature citée.....62

CONCLUSION**2.1 Habitats urbains et conservation de la biodiversité.....75****2.2 Habitats urbains et invasions biologiques.....77****2.3 Réserve de nature urbaine et invasions biologiques.....80****LISTE DES RÉFÉRENCES.....82**

LISTE DES FIGURES

Article I

Figure 1. Study site with habitat type and station localization. 36

Figures 2a. Rarefaction estimates of expected number of carabid species, $E(s)$ by sub-sample size (number of individuals) for total number of carabids collected within each habitat type (having a total number of individuals higher than 50 individuals). Error bars are ± 1 SD. 37

Figures 2b. Rarefaction estimates of expected number of carabid species, $E(s)$ by sub-sample size (number of individuals) for total number of carabids collected within each habitat type (type having a total number of individuals less than 35 individuals). Error bars are ± 1 SD. 37

Figure 3. Correlation between ecological value index (between 0 and 25) and abundance of native carabids within forest stations ($n = 21$; $\alpha \leq \text{FDR}$). 38

Article II

Figure 1. Corrélation de Spearman (R_s) entre la richesse des espèces et la richesse des espèces exotiques de carabes dans l'ensemble des stations ($n = 31$; $\alpha \leq \text{TFD}$). 66

Figure 2a. Comparaison de la richesse moyenne des espèces exotiques de carabes entre les habitats ouverts et les habitats forestiers (Test de Wilcoxon/Kruskal-Wallis; $n = 8$; $\alpha \leq 0,05$). 67

Figure 2b. Comparaison de l'abondance moyenne des espèces exotiques de carabes entre les habitats ouverts et les habitats forestiers (Test de Wilcoxon/Kruskal-Wallis; $n = 8$; $\alpha \leq 0,05$). 67

Figure 3a. Comparaison de l'abondance moyenne de *C. nemoralis* entre les habitats ouverts et les habitats forestiers (Test de Wilcoxon/Kruskal-Wallis; $n = 8$; $\alpha \leq 0,05$). 68

Figure 3b. Comparaison de l'abondance relative moyenne de *C. nemoralis* (%) entre les habitats ouverts et les habitats forestiers (Test de Wilcoxon/Kruskal-Wallis; $n = 8$; $\alpha \leq 0,05$). 68

Figure 4. Corrélation de Spearman (R_s) entre l'indice de valeur écologique et l'abondance relative de *C. nemoralis* (%) dans les stations forestières ($n = 21$; $\alpha \leq$ TFD). 69

Figure 5. Corrélation de Spearman (R_s) entre le DHP moyen (cm) et l'abondance relative de *C. nemoralis* (%) dans les stations forestières ($n = 20$; $\alpha \leq$ TFD). 70

Figure 6. Corrélation de Spearman (R_s) entre l'indice de diversité de Simpson et l'abondance relative de *C. nemoralis* (%) dans les stations forestières ($n = 21$; $\alpha \leq$ TFD). 71

LISTE DES TABLEAUX ET APPENDICES

Article I

Table 1. Criteria used in calculation of ecological value indices. Each criterion has a given value between 0 and 5; see Cogliastro *et al.* (1996) and Boivin *et al.* (2003 and 2005) for details on ecological value calculation. 39

Table 2. Surface area of each habitat type sampled and number of station used. 40

Table 3. Indicator Value (IndVal) for each species in their preferred habitat. Relative abundance is represented by the number of specimens collected in this habitat over the total number of carabid collected. Station presence is represented by the number of stations in the preferred habitat in which the species was collected on the total number of stations used. 41

Table 4a. Spearman rank correlations (R_s) between entomological and environmental variables of forest stations ($n = 21$; $\alpha \leq \text{FDR}$). 43

Table 4b. Spearman rank correlations (R_s) between environmental variables of forest stations ($n = 21$; $\alpha \leq \text{FDR}$). 43

Appendix A. Entomological variables for each forest and open station (July and August data was pooled) as well as criteria used in ecological value indices calculation, others environmental variables tested and habitat type (MRO: Maple-red oak forest; RO: Red oak forest, MH: Maple-hickory forest; ROB: Red oak- birch forest; PA: Popular-ash forest; BT: Brome tall grass; BTS: Brome tall grass with scattered trees; MT: Mixed tall grass). 44

Article II

Tableau 1. Corrélations de Spearman (R_s) entre toutes les variables entomologiques ($n = 31$; $\alpha \leq \text{TFD}$). 72

Table 2. Corrélations de Spearman (R_s) entre les variables issues des espèces exotiques et les variables environnementales des stations forestières ($n = 21$; $\alpha \leq \text{TFD}$). 73

Appendice A. Variables entomologiques issues des carabes exotiques pour chaque station forestières et ouvertes (données de juillet et d'août additionnées), ainsi que les

critères utilisés pour le calcul de l'indice de valeur écologique et le type d'habitat
(ECH : Érablière à chênes; CR : Chênaie rouge; ECA : Érablière à caryer; CBO :
Chênaie à bouleaux; PFR : Peupleraie à frênes; HB : Herbaçaie à Brome; HBA :
Herbaçaie à Brome avec quelques arbres éparses; HM : Herbaçaie mixte).....74

RÉSUMÉ

Les habitats urbains sont altérés et envahis par des espèces exotiques, ce qui modifie et appauvrit considérablement les communautés locales. Toutefois, il est démontré que les habitats urbains ont une diversité et des caractéristiques uniques. Afin d'évaluer la qualité des habitats urbains, la méthode de *Valeur écologique* a été développée à l'aide de critères issus de la végétation (Domon *et al.*, 1986). Nous avons utilisé les carabes (Coleoptera : Carabidae) comme groupe faunique pour compléter cette méthode de classification écologique des habitats urbains. L'objectif du premier chapitre de ce mémoire est de déterminer l'efficacité de cette méthode pour représenter la diversité entomologique. Nos résultats démontrent que la méthode est limitée pour prendre en compte la diversité et la richesse des carabes et cela, particulièrement pour les habitats ouverts dans lesquelles sont associées des espèces natives. Cependant, l'indice de valeur écologique, ainsi que le niveau de maturité des forêts, sont corrélés avec l'abondance des carabes natifs. Dans le contexte des écosystèmes urbains, le maintien des espèces natives est un enjeu de conservation difficile à atteindre. L'objectif du deuxième chapitre de ce mémoire est d'évaluer la *Valeur écologique* comme indice estimant la résistance des habitats du mont Royal face à l'invasion des espèces exotiques de carabes telles que *Carabus nemoralis* Müller. Si l'indice de valeur écologique exprime bien la richesse des carabes natifs, *C. nemoralis* devrait avoir plus de mal à pénétrer les stations avec un fort indice écologique. En effet, un habitat riche en espèces natives devrait être plus résistant à l'introduction de nouvelles espèces exotiques. Cependant, aucune relation n'est retrouvée entre le succès des espèces exotiques de carabes et cet indice de qualité des habitats. Par contre, la maturité des habitats forestiers influence négativement l'abondance relative de *C. nemoralis*. Les communautés matures seraient notamment plus résistantes aux invasions parce qu'elles ont eu le temps d'accumuler des espèces et de se constituer d'espèces adaptées aux conditions locales. Même si nous trouvons une relation négative entre la diversité des carabes et l'abondance relative de *C. nemoralis*, l'interaction entre les espèces exotiques et les espèces natives de carabes n'est pas clairement démontrée. Finalement, les caractéristiques des habitats urbains ont des répercussions sur la diversité entomologique et la capacité de résistance face aux espèces envahissantes, mais il reste difficile de les mesurer à l'aide d'un indice floristique unique.

Mots clés : Valeur écologique, diversité entomologique, invasion biologique, communauté de carabes, *Carabus nemoralis*.

INTRODUCTION

1.1 Les écosystèmes urbains

1.1.1 *Impacts de l'urbanisation*

L'urbanisation, qui réfère au processus de conversion des paysages ruraux en paysages urbains (McDonnell *et al.*, 1997), est une cause majeure d'érosion de la diversité biologique (Davis et Glick, 1978; Pyle *et al.*, 1981; McKinney, 2006). Les écosystèmes urbains sont notamment caractérisés par, une chute de richesse en espèces des périphéries vers le centre des villes (Davis et Glick, 1978; Dreistadt *et al.*, 1990; Denys et Schmidt, 1998; Blair, 1999; Alaruikka *et al.*, 2002; Niemelä *et al.*, 2002), ainsi qu'un historique particulier de perturbations (perte ou altération des habitats) induite par les activités humaines (Rebele, 1994; Niemelä, 1999; McIntyre, 2000). Ces changements de qualité des habitats urbains (dégradation de la végétation, des sols, des microclimats, etc.) sont dus à des modifications abiotiques telles que : la fragmentation des habitats, la coupe de la végétation, l'utilisation de pesticides, la pollution de l'air, le compactage des sols, etc. Les écosystèmes urbains sont aussi particulièrement sensibles à l'introduction d'espèces exotiques, dont certaines deviennent envahissantes et ont un impact négatif sur la diversité locale (Rebele, 1994; Niemelä, 1999; McIntyre, 2000).

1.1.2 *Prédominance et effets des espèces exotiques en milieu urbain*

La proportion des espèces exotiques est plus importante dans les habitats urbains que les habitats naturels (Rebele, 1994; Niemelä, 1999). Il est communément postulé que les espèces envahissantes excluent les espèces natives des environnements urbains (Frankie et Ehler, 1978; Dreistadt *et al.*, 1990; Rebele, 1994; Suarez *et al.*, 1998; McIntyre, 2000; Connor *et al.*, 2002). D'après la revue littéraire de Reitz et Trumble

(2002), la majorité des cas de déplacement d'espèces d'insectes et d'araignées est issue de l'exclusion compétitive avec des espèces exotiques. Néanmoins, les processus écologiques induits par l'influence des espèces exotiques sont peu compris (Simberloff et Holle, 1999; New et Sands, 2002).

Les espèces exotiques, qui ne deviennent pas envahissantes, enrichissent la richesse locale (Sax et Gaines, 2003). Cette augmentation de la richesse des habitats urbains crée une ambiguïté. Pour Hermy et Cornelis (2000), la valeur d'un parc urbain est déterminée par les espèces natives et exotiques présentes. Par exemple, l'établissement de plantes exotiques en milieu urbain peut soutenir des insectes natifs, comme les papillons, en fournissant des supports pour les larves et des sources de nectars pour les imagos (New et Sands, 2002). Toutefois, si la richesse locale augmente, les espèces exotiques homogénéisent la diversité globale (Sax et Gaines, 2003; McKinney, 2006) en créant des écosystèmes urbains très similaires à travers le monde (Savard *et al.*, 2000; Clergeau *et al.*, 2001).

1.1.3 Habitats urbains : diversifiés et méconnus

Les grandes cités, écologiquement stressées et instables, représentent un type d'environnement historiquement nouveau (Kozlov, 1996). Les connaissances relatives à leurs caractéristiques et leurs dynamiques sont rares ou éparses (Frankie et Ehler, 1978; Douglas, 1992; Clark et Samway, 1997; Denys et Schmidt, 1998; Niemelä, 1999; McIntyre, 2000). Les diverses activités humaines dans la ville ont créé et maintenu une variété d'habitats allant du plus naturel au plus modifié. Certains ne se rencontrent nulle part ailleurs et sont qualifiés d' uniques par plusieurs auteurs (Davis et Glick, 1978; Clark et Samway, 1997; Niemelä, 1999; Hermy et Cornelis, 2000, Grandchamp *et al.*, 2000). La richesse des milieux urbains s'explique notamment parce qu'ils sont constitués d'une multitude d'habitats tels que des boisés, des friches, des plantations, des bords de rivière et de lac, des jardins, des haies etc.

(Cornelis et Hermy, 2004). En plus de cette hétérogénéité spatiale (mosaïque complexe du paysage), la structure verticale des boisés urbains est grandement hétérogène quand on considère les strates herbacées, arbustives et arborescentes (Frankie et Ehler, 1978; Dreistadt *et al.*, 1990). Les écosystèmes urbains ont connu un historique de perturbations assez particulier qui leurs confère des habitats aux différents stades de succession pouvant même coexister au sein d'un seul fragment de végétation (Niemelä, 1999). Autrement dit, la diversité au sein des habitats urbains s'attribue à une forte richesse spécifique (diversité alpha) ainsi qu'une forte variation inter-habitats des communautés (diversité bêta) (Niemelä, 1999). Il est notamment démontré que les écosystèmes urbains peuvent soutenir une diversité entomologique ayant un intérêt certain en terme de conservation (Eversham *et al.*, 1996; McGeoch et Chown, 1997; Eyre *et al.*, 2003; Small *et al.*, 2003; Watts et Larivière, 2004). Les paysages urbains ont une grande diversité d'espèces, des gradients biologiques complexes, et même des espèces rares menacées (Niemelä, 1999). Par exemple, Small *et al.* (2003) ont retrouvé dans des friches urbaines en Angleterre, des espèces rares de carabes à l'échelle nationale. La faune d'invertébrés en milieu urbain peut notamment être très riche, surtout quand l'application de pesticides est absente (Rodrigues *et al.*, 1993; McIntyre, 2000; Brown et Freitas, 2002) et la richesse floristique de nombreux habitats urbains peut même excéder celle d'habitats plus naturels (Tonteri et Haila 1990 in Niemelä *et al.*, 2002).

1.2 Évaluation écologique des habitats

Les activités humaines, telles que le développement résidentiel et industriel, altèrent les habitats urbains. Les écologistes sont donc amenés à proposer des méthodes pour déterminer la valeur des habitats, afin de prioriser ceux à conserver. De multiples méthodes d'évaluation des habitats naturelles existent à des fins de conservation (Domon *et al.*, 1986). Elles partagent des critères communs ou particuliers (Margules

et Usher, 1981) parce qu'elles sont fonction des caractéristiques locales et régionales des milieux à évaluer (Domon *et al.*, 1986). La création d'une méthode universelle ne semble donc pas réalisable (Andreasen *et al.*, 2001). De plus, aucun consensus n'existe sur les notions d'intégrité écologique (Andreasen *et al.*, 2001) ou de valeur écologique (Domon *et al.*, 1981), ce qui laisse place à une certaine interprétation subjective. Les méthodes quantitatives d'évaluation servent généralement à améliorer la gestion écologique des paysages (Domon *et al.*, 1986) et à assurer une meilleure conservation de la biodiversité (du Bus de Warnaffe et Devillez, 2002).

1.2.1 La Valeur Écologique pour la région urbaine de Montréal

L'indice de valeur écologique a été développé pour sélectionner et prioriser les habitats urbains à conserver dans l'agglomération urbaine de Montréal (Domon *et al.*, 1986; Cogliastro *et al.*, 1996). La méthode de *Valeur écologique* se veut un outil objectif permettant d'évaluer la qualité des habitats à hiérarchiser. Domon *et al.* (1986) précisent les trois caractéristiques essentielles qui sous-tendent cette méthode :

- Elle met l'emphasis sur des considérations écologiques et non socioculturelles (telles que l'utilisation de l'espace pour des activités récréatives);
- Elle utilise des critères quantitatifs avec un échantillonnage systématique qui permet de comparer uniformément les habitats (utilisation de stations permanentes);
- Elle se base sur une évaluation à double niveau spatial, à l'échelle du paysage par photo-interprétation (le type d'habitat) et ensuite à l'échelle locale par prospection et échantillonnage de terrain (stations permanentes). Les habitats urbains sont considérés comme un ensemble d'unités présentant chacune des caractéristiques propres et un indice spécifique. Une telle approche est propice pour prendre en compte la grande hétérogénéité spatiale et structurale des communautés végétales en milieux urbains.

Domon *et al.* (1986), Cogliastro *et al.* (1996) et Boivin *et al.* (2005) détaillent les cinq critères utilisés pour le calcul de l'indice de valeur écologique. Le critère d'*Unicité* est une estimation du caractère rare ou unique de la communauté végétale (en fonction du degré de succession et de la réparation spatiale au Québec). Le critère de *Représentativité* vient de la comparaison floristique du site avec celle d'une communauté typique (issue d'études de références). Le critère de *Degré de succession-perturbation*, reflète le stade de succession et le niveau de perturbation du peuplement végétal. Trois indicateurs servent au calcul de ce critère : le coefficient d'héliophilie (dominance des espèces de lumière), l'indice de stabilité (similarité entre la strate arborescente et la strate arbustive), et l'indice de perturbation (issu de la prédominance des plantes herbacées exotiques). Le critère de *Richesse spécifique* des plantes est le nombre total d'espèces présentes dans la communauté. Le critère de *Rareté* est le nombre d'espèces rares déterminées par la liste des plantes vasculaires menacées, vulnérables et susceptibles du Ministère de l'Environnement du Québec (Labrecque et Lajoie, 2002). Chacun des cinq critères obtient une valeur maximale de 5 pour une valeur écologique maximale de 25. La *Valeur écologique* a été appliquée dans divers parcs urbain de conservation de l'agglomération urbaine de Montréal tels que le Bois-de-Saraguay (Domon et Bouchard, 1981), le Cap St-Jacques (Bourdages *et al.*, 1990) et le mont Royal (Boivin *et al.*, 2003). L'indice de valeur écologique est issu d'une méthodologie basée sur la végétation, mais néanmoins, il doit être complété par un indicateur issu de la faune (Cogliastro *et al.*, 1996).

1.2.2 Indicateur faunique complémentaire : les insectes

Les plans de conservation utilisant une méthode de classification sont principalement basés sur les caractéristiques de la végétation (Refseth, 1980; Panzer et Schwartz, 1998; Blake *et al.*, 2003). Néanmoins, les communautés animales constituent la plus grande part de la biodiversité (Kim, 1993). Un taxon faunique complémentaire est donc nécessaire pour obtenir une vue d'ensemble de la biodiversité (Kremen *et al.*,

1993). De plus, des processus, tel que la fragmentation des habitats, appauvrissent plus rapidement la faune que la végétation (Turner, 1996; Anderson, 1997) et peuvent donc biaiser les comparaisons uniquement basées sur des critères floristiques.

De nombreux auteurs proposent l'utilisation des invertébrés, spécialement des insectes, comme indicateur biologique (Rosenberg *et al.*, 1986; Holloway et Stork, 1991; Kremen *et al.*, 1993; McIntyre, 2000; McIntyre *et al.*, 2001; Taylor and Doran, 2001), notamment parce qu'ils sont abondants et diversifiés, qu'ils ont une réponse rapide aux fluctuations des stress environnementaux (courte durée entre les générations et fort taux de croissance) et qu'ils jouent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes. Les insectes sont de bons indicateurs de l'hétérogénéité des habitats, de la biodiversité, et des stress environnementaux (Kremen *et al.*, 1993; Oliver et Beattie, 1993; Weaver, 1995; Niemelä *et al.*, 2000). *"Because an explicit goal (...) is to maximize protection of biotic diversity, it is logical to utilize the most diverse biotic elements as indicators in the assessment of land areas for their conservation value (Kremen et al., 1993)"*. Néanmoins, l'inventaire exhaustif de l'entomofaune d'un site est quasi-irréalisable (Clark et Samway, 1997; Lawton *et al.*, 1998; Pharo *et al.*, 1999; Hermy et Cornelis, 2000). Cette impossibilité d'échantillonner et d'identifier toutes les espèces d'un habitat donné, nous oblige, soit à restreindre le niveau d'identification taxinomique tel que la famille ou les morphotypes (Cranston, 1990), soit à choisir un groupe indicateur (Taylor et Doran, 2001). Les carabes (Coleoptera : Carabidae) sont souvent utilisés, et avec succès, comme indicateur biologique (Rainio et Niemelä, 2003). Leur taxonomie est connue et leur écologie est assez bien comprise (Lövei et Sunderland, 1996). Ils regroupent des espèces généralistes et des spécialistes (Eversham *et al.*, 1996); ils répondent aux changements environnementaux (Eyre et Luff, 2004); et sont appropriés pour évaluer la qualité de la mosaïque du paysage (Niemelä *et al.*, 2000). Les carabidés semblent donc être de bons indicateurs biologiques pour compléter la flore comme mesure de la biodiversité.

1.2.3 Approches basées sur la végétation pour conserver les insectes

Il est généralement assumé que les espèces animales sont implicitement conservées suite à la mise en protection des peuplements végétaux (Panzer et Schwartz, 1998). Pourtant, peu d'études ont vérifié si des taxons spécifiques reconnaissent ou non, les limites physiques de méthodes multi-facteurs de classification écologique (Rykken *et al.*, 1996). Dans la littérature, uniquement trois études de cas sont répertoriées où les insectes sont utilisés pour tester l'efficacité d'une méthode standardisée de classification des habitats basée sur la flore et les caractéristiques des biotopes. Premièrement, Rykken *et al.* (1996) ont utilisé les carabes pour tester un système national de classification des forêts américaines, initié dans les « Green Mountain National Forest » de l'état du Vermont. Ils démontrent qu'à l'échelle de l'unité paysagère, ce système de classification écologique a une portée limitée pour prédire la distribution et l'abondance des carabes. Deuxièmement, Panzer et Schwartz (1998) ont évalué jusqu'à quel point les critères issus de la flore, dans le système de réserves des prairies naturelles de la région de Chicago, permettent de conserver la diversité des lépidoptères et des orthoptères. D'après les auteurs, une approche de filtre-brut basée sur la végétation est efficace même si elle ne semble pas saisir les espèces d'insectes rares à l'échelle locale. Troisièmement, Blake *et al.* (2003), utilisant les carabes pour tester la méthode nationale de classification de la végétation en Angleterre, démontrent que les communautés de carabes échantillonnées corroborent les patrons de végétation. Cependant, des sous-communautés de végétation devraient être considérées pour une meilleure distinction des communautés de carabes et de leur relation avec les conditions environnementales (Blake *et al.*, 2003). Ces trois études concluent que les méthodes basées sur la végétation représentent assez bien les communautés d'insectes, mais elles illustrent aussi leurs limites et le besoin d'une approche spatiale à plus fine échelle afin de prendre en compte l'hétérogénéité et la diversité des communautés d'insectes.

1.2.4 Indice de valeur écologique et communautés de carabes

D'après les études, mentionnées ci-dessus, une approche basée sur la flore comporte des lacunes mais semble globalement pertinente pour représenter les communautés d'insectes. Les critères floristiques utilisés pour calculer l'indice de valeur écologique ont des effets respectifs sur les communautés de carabes plus ou moins bien connus. L'importance du critère d'*Unicité*, qui correspond au type de communauté végétale (herbaçaie, chênaie, érablière, etc.), influence les espèces de carabes souvent associées à des types d'habitats spécifiques (Niemelä *et al.*, 1992a; Lövei et Sunderland, 1996). Les différences entre les habitats ouverts et les forêts intérieures sont notamment bien connues (Magura *et al.*, 2001). Les communautés de carabes sont plus abondantes, plus riches et plus diversifiées dans les milieux agricoles (Larsen *et al.*, 2003), les coupes forestières (Pearce *et al.*, 2003) et les prés (Niemelä *et al.*, 1992a) que dans les milieux forestiers. Par contre, aucune étude n'a été trouvée sur les liens possibles entre les communautés de carabes, ou d'autres animaux, avec la *Représentativité* des communautés végétales (composition de la flore par rapport à une communauté typique). Ce critère pourrait, par exemple, avoir une influence sur le maintien des espèces natives. Le critère de *Degré de succession-perturbation* influence clairement la structure et la composition des communautés de carabes. Les forêts matures de fin de succession ont des communautés de carabes plus diversifiées (Liebherr et Mahar, 1979; Niemelä *et al.*, 1996), sont composées par des espèces moins dominantes (Liebherr et Mahar, 1979) et ont des espèces forestières plus spécialisées (Assmann, 1999). Le critère de *Richesse spécifique* de la flore est généralement corrélé avec la richesse animale (Murdoch *et al.*, 1972). Une augmentation de la diversité des plantes peut permettre une augmentation de la diversité des insectes herbivores (Murdoch *et al.*, 1972; Panzer and Schwartz, 1998; Knops *et al.*, 1999), et donc permettre une augmentation de la diversité des insectes prédateurs (Knops *et al.*, 1999) tels que les carabes (Liebherr et Mahar, 1979). En effet, une plus grande disponibilité de proies favorise une plus grande richesse de

carabes (Butterfield, 1997; Liebherr and Mahar, 1979; Hengeveld, 1980). Quant au critère de *Rareté* des plantes, certaines études trouvent un lien avec les espèces rares d'insectes (Kremen, 1992) et d'autres non (Panzer et Schwartz, 1998). Il semble que les carabes dépendent plus de la structure végétale (strate herbacée et muscinale, recouvrement de la litière, etc.) - qui détermine l'abondance et la disponibilité des proies - que des espèces de plantes en particulier (Niemelä *et al.*, 1996). En général, la diversité des carabes est favorisée par la complexité de la structure végétale (Liebherr et Mahar, 1979; Niemelä *et al.*, 1996; Larsen *et al.*, 2003).

1.3 Succès des espèces exotiques

1.3.1 *Dominance des espèces exotiques de carabes*

Dans de nombreuses régions du monde les espèces envahissantes ont un impact sur la diversité locale (Vitousek *et al.*, 1996). Rien qu'en Amérique du Nord, près de 2000 espèces d'insectes originaires d'Europe se sont établies depuis seulement cinquante ans (Niemelä et Mattson, 1996). Dans les villes de l'ouest canadien les carabes exotiques constituent la majorité des espèces (Niemelä et Spence, 1991) et même si seulement quelques espèces exotiques de carabes sont retrouvées dans un site, elles y sont généralement dominantes (Spence et Spence, 1988). Il est prédit qu'à travers les villes du Canada, la faune de carabes va être de plus en plus européanisée (Spence et Spence, 1988). Néanmoins, il n'est pas clairement démontré que les espèces exotiques de carabes ont un impact négatif sur les espèces natives (Spence et Spence, 1988, Niemelä et Spence, 1991; Niemelä *et al.*, 1997). L'issue des compétitions interspécifiques peut être mitigée par divers facteurs environnementaux (Reitz et Trumble, 2002), mais il reste encore à éclaircir lesquels sont prépondérants pour les carabes. En effet, l'importance de la compétition comme facteur organisationnel des communautés de carabes n'est pas clairement prouvée (Lövei et Sunderland, 1996).

1.3.2 Résistance biotique et succès des espèces envahissantes

C. Elton (1958), fut le premier à poser l'hypothèse d'invincibilité-diversité qui stipule que les communautés natives avec une forte diversité (toutes les niches écologiques sont occupées) sont plus résistantes aux invasions que les communautés pauvres en espèces. Cependant, les études ne supportent pas systématiquement ce paradigme de résistance biotique. Des expérimentations montrent effectivement une relation négative entre la diversité et le succès des espèces exotiques (Knops *et al.*, 1999; Levine, 2000; Naeem *et al.*, 2000; Kennedy *et al.*, 2002), alors que des observations empiriques montrent la relation opposée (Wiser *et al.*, 1998; Levine et D'Antonio, 1999; Levine, 2000; Foster *et al.*, 2002). La relation positive entre la diversité et l'importance des espèces exotiques observée sur des gradients naturels ne contredirait pas l'hypothèse d'Elton (1958), mais traduirait l'effet des facteurs extrinsèques tels que la disponibilité des ressources, le régime de perturbation, etc. (Levine et D'Antonio, 1999; Levine, 2000; Naeem *et al.*, 2000; Foster *et al.*, 2002; Kennedy *et al.*, 2002; Shea et Chesson, 2002).

Les espèces natives, bien adaptées aux conditions locales, auraient des avantages compétitifs marqués face à l'introduction d'espèces adaptées à des environnements différents (Case, 1991; Massot *et al.*, 1994; Byers, 2002). Néanmoins, les perturbations peuvent engendrer une incompatibilité entre les traits biologiques des espèces natives et de leur environnement, ce qui aurait pour conséquence de favoriser les espèces invasives, mieux adaptées à ces environnements altérés que les espèces natives avec qui elles sont en compétition (Byers, 2002). De plus, la compétition interspécifique serait moins forte dans les habitats perturbés, ce qui favoriserait aussi leur sensibilité à l'introduction d'espèces exotiques (Elton, 1958; Holgate, 1986). Les perturbations sont donc vues comme un facteur majeur du succès des espèces envahissantes (Elton, 1958; Hobbs et Huenneke, 1992; Byers, 2002). La succession écologique des habitats, subséquente aux perturbations, modifie aussi leur qualité et

donc leur résistance face aux espèces exotiques. En effet, d'après Shea et Chesson (2002), les communautés matures (autrement dit non perturbées et en fin de succession) serait plus résistantes du fait qu'elles ont eut le temps d'accumuler des espèces (augmentation de la richesse) et de se constituer d'espèces adaptées aux conditions locales (espèces compétitives). Par exemple, dans les habitats urbanisés, les premiers stades de succession peuvent être facilement envahis par des espèces exotiques de carabes (Spence et Spence, 1988). En plus des perturbations et du niveau de maturité, la réduction de la complexité des habitats peut aussi favoriser l'établissement d'espèces exotiques (Petran et Case, 1998; Reitz et Trumble, 2002). Les habitats avec une grande complexité structurelle ont une plus forte diversité (Simpson, 1949; Tews *et al.*, 2005), et cette diversité leur conférerait une grande résistance face aux espèces exotiques (Elton, 1958; Kennedy *et al.*, 2002).

Pour comprendre les causes écologiques du succès des espèces exotiques, Shea et Chesson (2002) proposent le concept "d'opportunité de niches". Il est basé sur l'opportunité en ressources, l'opportunité d'échapper aux ennemis naturels, et les réponses de l'environnement physique. L'aspect « réponse » de la niche écologique est fondamentale dans l'habilité d'invasion des espèces exotiques, et l'aspect « effet » est fondamentale dans l'impact qu'a l'envahisseur sur les communautés envahies (Shea et Chesson, 2002). Ces deux aspects des espèces natives, « effet et réponse », fournissent des opportunités d'invasion s'ils fournissent des opportunités de niches écologiques (Shea et Chesson, 2002). Par exemple, le succès de *P. melanarius* ne serait pas du à un effet négatif sur les communautés locales de carabes (c'est-à-dire, que *P. melanarius* n'exclurait pas les espèces natives des niches écologiques qu'elles occupent), mais à une absence de compétition pour des ressources abondantes ou à l'utilisation de niches écologiques inoccupées par les espèces natives (Niemelä et Spence, 1991). Dans ce cas, l'aspect « réponse » serait plus important que l'aspect « effet » sur l'opportunité de niches écologiques pour cette espèce exotique.

1.3.3 *Carabus nemoralis* : autoécologie d'une espèce envahissante

Les communautés de carabes de l'agglomération montréalaise semblent être dominées par l'espèce exotique *Carabus nemoralis* Müller (obs. pers.). Originnaire d'Europe et introduite au Canada vers 1870 (Bousquet, 1992), cette espèce a vraisemblablement le potentiel de réduire les populations natives de carabes (Larsen et Langor, 1982; Spence et Spence, 1988). Ubiquistes (grand domaine géographique) et eurytopique (grande gamme d'habitats), *C. nemoralis* a une diète principalement composée de limaces, de vers de terre et de chenilles (Larochelle et Larivière, 2003). Elle fourrage aussi bien dans les habitats forestiers que les habitats ouverts (Barlow, 1973), mais sélectionne plutôt les habitats semi-naturels (Kennedy, 1994 *in* Lövei et Sunderland, 1996) ou boisés (Wallin, 1986). À l'échelle du paysage, *C. nemoralis* est plus abondant dans les régions forestières fragmentées que dans les régions moins perturbées (Burke et Goulet, 1998). Les adultes ont deux cycles d'activité par année, mi-avril à fin juin et mi-juillet à fin octobre (Barlow, 1973). Toutes les femelles sont gravides lors du premier cycle (espèce à reproduction printanière) tandis que le deuxième cycle non-reproducteur semble correspondre à une période active de recherche de nourriture et de sites viables pour l'hibernation (Barlow, 1973).

1.4 Importance de l'étude

Il y a peu de ressources allouées pour assurer la préservation d'espèces, souvent peu étudiées et non-charismatiques, telles que les insectes (Hughes *et al.*, 2000), et cela même s'ils forment la plus grande part des organismes vivants (Kim, 1993). Ce manque de préoccupation de la diversité entomologique est d'autant plus vrai pour les écosystèmes urbains. Du fait même de leur complexité, il est difficile d'avoir des approches générales dans l'étude des écosystèmes urbains (Gilbert, 1989; Cornelis et Hermý, 2004). Il est néanmoins nécessaire de mieux comprendre l'interaction entre

l'hétérogénéité des habitats urbains et les espèces qu'ils recèlent pour maximiser la conservation de la biodiversité urbaine. Sans des recherches relatives à l'utilisation des environnements urbains par les insectes, il n'est pas possible de planifier de futurs développements urbains facilitant la conservation de cette diversité biologique (McIntyre, 2000). Seulement trois études, testant la pertinence d'une méthode de classification basées sur la végétation pour représenter les communautés d'insectes et en assurer la conservation, ont été retrouvées dans la littérature (c.a.d. Rykken *et al.*, 1996; Panzer et Schwartz, 1998; Blake *et al.*, 2003) et aucune ne semble exister en milieu urbain. L'étude de la *Valeur écologique* dans les habitats de Montréal offre l'opportunité de déterminer les caractéristiques intrinsèques des habitats qui influencent la faune entomologique et ainsi permettre des choix plus éclairés pour assurer la préservation de la biodiversité urbaine. D'après Sénécal et Saint-Laurent (1999) la biodiversité s'impose comme critère de gestion du territoire montréalais, et pour cela, il est nécessaire de mieux la connaître.

Le succès des espèces exotiques est plus grand dans les habitats urbains que dans les habitats ruraux (Rebele, 1994; Niemelä, 1999) et il est urgent de mieux comprendre les facteurs écologiques affectant le succès ces espèces envahissantes (Shea et Chesson, 2002). Fréquemment perturbés, et constitués d'une mosaïque variée de biotopes (Rebele, 1994; Niemelä, 1999; McIntyre, 2000), les milieux urbains représentent des modèles d'études permettant de mieux comprendre les facteurs biotiques et abiotiques des habitats qui déterminent la dynamique d'invasion des espèces exotiques. Néanmoins, il ne semble pas exister d'étude traitant spécifiquement de la qualité, la maturité et la complexité des habitats et le succès d'invasion des espèces d'insectes au sein des milieux urbains. De plus, les mécanismes conférant une plus grande résistance d'invasion des communautés à l'échelle locale reste méconnus (Kennedy *et al.*, 2002). La méthode de la *Valeur écologique* offre là aussi une opportunité de recherche en permettant de vérifier l'effet de la qualité, de la maturité et de la complexité des habitats urbains sur le

succès, à fine échelle, d'espèces exotiques de carabes. Il y a un manque d'étude portant sur la qualité et la complexité des habitats, sur la maturité des communautés (Shea et Chesson, 2002) et sur l'importance des successions écologiques (Davis *et al.*, 2001) quant au succès d'invasion des espèces exotiques.

1.5 Objectifs de l'étude

La *Valeur écologique* a été utilisée par Boivin *et al.* (2003) pour évaluer la qualité des peuplements végétaux d'une partie du parc de conservation du mont Royal à Montréal (Québec, Canada). Cette étude de la flore nous a permis d'analyser précisément l'effet de différentes caractéristiques des peuplements végétaux sur la diversité des communautés de carabes et sur le succès des espèces exotiques de carabes.

Dans une optique de conservation de la biodiversité urbaine, l'objectif du premier chapitre de ce mémoire est de déterminer si l'indice de valeur écologique reflète la composition et la diversité des communautés de carabes. Nous avons analysé les liens possibles entre la richesse, l'abondance et la diversité des espèces des carabes, avec l'indice de valeur écologique. Nous avons aussi analysé le degré d'association des espèces de carabes aux différents types d'habitats, ainsi que l'influence de la végétation des habitats forestiers (richesse, niveau de succession, structure, etc.) sur les communautés de carabes.

L'indice de valeur écologique est évalué comme mesure d'invincibilité des habitats face aux espèces exotiques. L'objectif du deuxième chapitre de ce mémoire est de déterminer si la qualité, la maturité et la complexité des habitats urbains influence le succès des espèces exotiques de carabes et particulièrement le succès d'invasion de *C.*

nemoralis. Nous avons analysé les liens possibles entre l'abondance et la richesse des espèces exotiques, et la proportion de *C. nemoralis*, avec l'indice de valeur écologique. Nous avons aussi analysé le succès des espèces exotiques en fonction des perturbations (comparaison des habitats forestiers et des habitats ouverts suite à l'altération des strates arbustives et arborescentes), en fonction de la maturité des milieux forestiers (âge et niveau de succession écologique), ainsi qu'en fonction de la structure des forêts (richesse, recouvrement des strates de végétation, etc.). De plus, les relations entre les espèces natives et les espèces exotiques ont été analysées afin de vérifier l'hypothèse d'invincibilité-diversité d'Elton (1958) et d'évaluer l'impact de *C. nemoralis* sur les espèces natives de carabes.

ARTICLE I

RELEVANCE OF USING A VEGETATION-BASED METHOD TO CONSERVE URBAN INSECT DIVERSITY

Samuel Pinna¹, Eric Lucas¹, Patrick Boivin² and Hirondelle Varady-Szabo

¹Groupe de recherche en écologie comportementale et animale, Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, CP 8888, succ. Centre-ville, Montréal, Québec, H3C 3P8

²Institut de recherche en biologie végétale, 4101 Sherbrooke Est, Montréal, Québec, H1X 2B2

Abstract: Urban habitats harbour considerable biological diversity. Ecologists have developed methods to prioritize which habitats should be conserved. The *Ecological value*, method based on the vegetation, has been created for the urban habitats of Montreal. The main objective of our study was to determine if this method was relevant to assess insect diversity of Mount Royal Park (Quebec, Canada). This index is calculated using five criteria: uniqueness, representativeness, degree of succession, richness and rarity of the flora, each of which can influence communities of insects. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) were selected because of their success as biological indicators. Our results demonstrated that the *Ecological value* method does not represent the authentic richness of open habitats (tall grasses) and their specialised native carabid species. Within forest stations, we found little correspondence between ecological value index and carabid variables. However, native carabid abundance had a significant positive relationship with the ecological value index. As indigenous species conservation is a challenge in urban landscape, the *Ecological value* has the merit of being a preservation method encompassing native carabid community of forest habitat.

Keywords: conservation, urban habitats, floristic index, ecological value, bioindicators, carabids.

Introduction

Ecological classification methods can help to improve ecological management of landscape and to achieve better biodiversity conservation planning. In the context of Montreal city (Canada), a flora index was created in order to prioritize which habitat should be preserved (Domon *et al.*, 1986; Cogliastro *et al.*, 1996). This vegetation-based method, the *Ecological value*, is used to compare and rank the quality of several selected sites. The following five criteria are used in the calculation of the ecological value index: *Uniqueness*, *Representativeness*, *Degree of succession*, *Plant specific richness* and *Plant specific rarity* (Table 1). The *Ecological value* method works at two spatial levels (landscape and local level) where each habitat is not considered a homogenous unit, but as an assemblage of units each having their own characteristics and values (Domon *et al.*, 1986). This approach allows us to consider heterogeneity of vegetation structure and landscape mosaic complexity, which are both extreme in urban area (Rebele, 1994; Niemelä, 1999).

Furthermore, if the protection of biodiversity is an explicit goal, it is logical to use the most diverse living organisms group as bioindicator in doing ecological value assessment of habitats (Kremen *et al.*, 1993) and thus, many authors argued for the use of invertebrates, specifically insects, as biological indicator (e.g. Rosenberg *et al.*, 1986; Kremen *et al.*, 1993; McIntyre, 2000; Taylor and Doran, 2001). At the opposite, we recorded only few studies which tested the accuracy of standardised habitat classification method in representing insect communities (i.e. Rykken *et al.*, 1997; Panzer and Schwartz, 1998; Blake *et al.*, 2003). We used a preceding study which applied the *Ecological value* method (Boivin *et al.*, 2003) to investigate effects of vegetation characteristics (e.g. succession stage, layer structure, plant richness, etc.) on insect assemblages. Our objective was to determine if this *Ecological value* is a relevant method to assess the composition and diversity of the entomological fauna.

Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) were selected because they are widely and successfully used as indicator of disturbances intensity, as measure of comprehensive biodiversity (Rainio and Niemelä, 2003) and because, they are often specialized to a particular urban habitat (Eversham *et al.*, 1996). Compositions of carabid assemblages are influenced by habitat type (Levesque *et al.*, 1976; Niemelä and Halme, 1992; Niemelä *et al.*, 1992a; Larsen *et al.*, 2003; Pearce *et al.*, 2003) as well as habitat heterogeneity and micro-climatic conditions (Thiele, 1977; Liebherr and Mahar, 1979; Epstein and Kulman, 1990; Niemelä *et al.*, 1992b; Niemelä and Spence, 1994; Niemelä *et al.*, 1996; Magura *et al.*, 2001).

Compared with forests, very low ecological value indices were attributed to habitats such as fallows or tall grasses (Cogliastro *et al.*, 1996; Boivin *et al.*, 2003) but open habitats are known to hold more diverse carabid communities than forestal habitats (Niemelä and Halme, 1992; Bedford and Usher, 1994; Levesque and Levesque, 1994; Heliölä *et al.*, 2001; Magura *et al.*, 2001). Consequently, the *Ecological value* would not represent the real value of open habitats (tall grasses) as shown by its carabid richness and associated native species. We hypothesized that carabid richness of the urban tall grass would be higher than the one of the adjacent forests and that these tall grasses would have some associated carabid species.

Within forestal habitats, mature forests are known to hold a greater carabid diversity than young ones (Southwood *et al.*, 1979; Liebherr et Mahar, 1979; Terrell-Nield, 1990; Niemelä *et al.*, 1996; Assmann, 1999; Watts and Gibbs, 2002; Poole *et al.*, 2003). It is also generally admitted that an increased complexity of vegetation structure can positively influence diversity of animal fauna (Tews *et al.*, 2005), notably diversity of carabid assemblages in forest (Liebherr and Mahar, 1979; Niemelä *et al.*, 1996). Therefore, we hypothesized that ecological value index of forestal stations, and the vegetation criteria used in their calculation, would be

correlated with richness, abundance and diversity of forest carabids. If this holds true, the *Ecological value* would be a relevant method to assess forest carabid community.

Materials and Methods

Study site

This study was conducted at the Mount Royal conservation park (45° 30N, 73° 36W). The mount (elevation 232 m) is one of the Monteregians of southern Quebec, Canada. Surrounded by urban landscape, Mount Royal Park (190 ha) is a relic of temperate forest located in the urban center of Montreal. Our study was held on the north side of the hill, below the second highest summit (215 m), a property of Université de Montréal (59 ha). The original forest has experienced intensive transformation since the development of the University infrastructures in 1924. The remaining vegetation (15.6 ha) is fragmented and is represented by a mosaic of hundred years old forests standing next to young, recently disturbed ones (Boivin *et al.*, 2003 and 2005).

Habitats and stations selection

Eight habitats, which comprised 71% of our study site, were chosen for sampling (Figure 1). Within each of these habitats, Boivin *et al.* (2003) have established permanent sampling stations of 20 m by 20 m. In these stations, measurement and description of vegetation were previously done (Table 1; see methodology description in Domon *et al.*, 1986; Cogliastro *et al.*, 1996) in order to calculate floristic ecological values (see Boivin *et al.*, 2003 and 2005). We sampled 21 forest stations and ten open habitat stations (Table 2).

Carabid sampling

Carabids were collected using two pitfall traps in each permanent station placed 10 m away from each other in a diagonal line. Thus, we used six pitfall traps per habitat type, excepted in the Red oak forest (20 pitfalls), the Red oak-birch forest (four pitfalls) and the Mixed tall grass (eight pitfalls) for a total of 62 pitfalls. Pitfall traps were 9 cm in diameter and were half filled with 100 ml of 1:2 water/propylene glycol. Plastic lids were placed ~2-3 cm over each trap to protect the traps from rain. Traps were placed for seven consecutive days in June (from 18 to 25), July (from 15 to 22) and August (from 15 to 22) 2004. Due to disturbance by racoons in June the data from this month was not used. Subsequent to high animal disturbance, traps were covered with wire mesh fixed to the ground with tent pegs. Carabid specimens were identified using the taxonomic reference of Larochelle (1976) and Downie and Arnett (1996) and were deposited in the Ouellet-Robert collection of the Université de Montréal.

Environmental variables

Environmental variables used in the analysis of entomological data within forest stations were the ecological value of stations (varied between 0 and 25) as well as some of the criteria use in its calculation. We excluded the *Uniqueness* criterion because it corresponds exactly to habitat type and we didn't analyse the *Plant specific rarity* criterion because only one station had a rare species. Criterion of *Representativeness*, *Degree of succession* and *Plant specific richness*, were retained (Table 1). Moreover, we have added others variables susceptible to influence carabid assemblages. Age of forest station measured by mean of the three largest tree trunk diameters (cm), mean cover of shrub layer and mean cover of herbaceous layer were taken from the raw data of Boivin *et al.* (2003). Percentage cover of ground leaves was taken in the field doing a visual estimation within 3 m diameter around each

pitfall traps (Appendix A). Category used in measure of shrub, herbaceous and leaves cover were: 1:<1%; 2:1-5%; 3:5-10%; 4:10-25%; 5:25-50%; 6:50-75%; 7:>75%.

Statistical analysis

Carabid species richness of the different habitat types were compared using rarefaction curves. Individual-based rarefaction analysis gives an estimation of the expected number of species while taking into account the sampling effort and the total number of catches. By showing the rate of new species accumulation, rarefaction curves indicates if sufficient samples were collected to make proper comparisons of diversity (Gotelli and Colwell, 2001). Thus, rarefaction is useful to compare sites in which sampling effort were different (Buddle *et al.*, 2005). Rarefaction curves were performed using the software programs EcoSim700 (Acquired Intelligence Inc., Kesey-Bear) (Gotelli and Entsminger, 2001).

To assess carabids association with a particular habitat type, we used the Indicator Value procedure (IndVal) developed by Dufrêne and Legendre (1997). This approach combines abundance and occurrence of each species for various group (here habitat type). IndVal, for each habitat, resulted of the specificity measure (frequency of occurrence of a species in a habitat) and the fidelity measure (number of stations in which a species is found in one given habitat). Significance of IndVal (comprised between 0 and 100) is obtained by permutation test repeated 1000 times. This test was performed using the software programs IndVal2.0. (Dufrêne, 1998).

To investigate effects of ecological value index and other vegetation factors on carabid assemblages we performed multiple comparisons within forest stations ($n = 21$). Entomological variables tested were: total abundance of carabids, abundance of native carabids, abundance of exotic carabids, total carabid richness, native carabid richness, exotic carabid richness and the Simpson diversity index (Appendix A). We

calculated correlations between our eight forest environmental variables and our seven entomological variables (matrix of fifty six correlations), as well as correlations among environmental variables (matrix of twenty eight correlations), using the non-parametric Spearman test because most variables were not normally distributed. To correct for spurious correlations, we used the False Discovery Rate (FDR), as proposed by Benjamini and Hochberg (1995). This technique gives the opportunity to perform several hundred simultaneous tests in ecological studies (Garcia, 2003). The tests were executed using the software programs JMP5.0.1 (SAS Institute, 2002).

Results

Carabid assemblages

We collected a total of 658 carabids. The carabid assemblage was composed of 32 species (21 native species, nine introduced and two undetermined *Amara* sp.) (Table 3). Two dominant carabid species, *Carabus nemoralis* Müller and *Pterostichus melanarius* (Illiger) introduced from Europe, formed more than 50 percent of total carabids abundance. The eurytopic invasive species, *C. nemoralis* (37.5% of abundance), was equally found in all habitat types, whereas most *P. melanarius* individuals (16.1%) were present in mixed tallgrass with some individuals foraging in forest habitats. Two native species, *Diplocheila obtusa* (LeConte) and *Pterostichus mutus* (Say), were also abundant and represented respectively 9.4% and 8.4% of the total number of carabid collected. *Diplocheila obtusa* was collected mostly in the mixed tallgrass, but also foraged in forest. Differently, *P. mutus* was found to be eurytopic but somewhat more abundant in forest. *Trichotichnus autumnalis* (Say) represented a new mention to Quebec province (Bousquet, pers. com.).

Open-forest habitat comparative analysis

Rarefaction curves revealed significantly higher expected carabid species richness in the Red oak forest and the mixed tall grass compared to all other habitat types (Figures 2a and 2b). Independently of sampling effort, the three open habitats had a higher carabid richness than all forest habitats, except the Red oak forest. Rarefaction curves of the Mixed tall grass and all forest habitats reached a plateau and so were sufficiently sampled. Differently, rarefaction curves of both Brome tall grasses did not reach the asymptote. Therefore, we can hypothesize that their richness is higher than what shown.

IndVal test indicated that, while no species were associated with forest habitat, seven species preferred open habitats (Table 3). *Amara rubrica* Haldeman, *Bembidion quadrimaculatum* Say, *D. obtusa*, *Harpalus rufipes* (DeGeer), *Poecilus lucublandus* (Say) and *P. melanarius* were all strongly associated with Mixed tall grass and *Ophonus ruftbarbis* (Fabricius) specialist of Brome tall grass. *Amara aulica* (Panzer) and *Amara lunicollis* Schiodte were mostly found in open habitats even though their IndVal were not significant. Other low abundance sampled species (less than five individuals) could not be associated to a particular habitat type.

Ecological value and environmental variables within forest

Ecological value indices of different forest stations were significantly correlated with native carabid abundance ($R_s = 0.57$; $P = 0.007$) (Figure 3), but not significantly with native carabid richness ($R_s = 0.44$; $P = 0.048 > \text{FDR}$) and with other entomological variables ($P > 0.05$). Total carabid richness ($R_s = -0.53$; $P = 0.013$) and native carabid abundance ($R_s = -0.59$; $P = 0.004$) showed significant correlations with degree of forest succession inversely expressed by heliophilous coefficient. Age measured by tree diameters was correlated only with the Simpson index of carabid diversity ($R_s = 0.60$; $P = 0.005$). Representativeness and plant specific richness criteria were not significantly correlated with any entomological variables (Table 4a). Total, native and

exotic carabid abundance as well as total and native carabid richness were significantly correlated to shrub and herbaceous cover ($P < \text{FDR}$) whereas none of the entomological variables were significantly correlated to leaf cover ($P > 0.05$). Different relationships within forest station's environmental variables are showed in Table 4b.

Discussion

Relevance of the Ecological value method for open habitats

Our results demonstrated that urban open habitats hold rich carabid assemblages. According to the rarefaction analysis (Figures 2a and 2b), the three tall grass habitats (19, 9 and 7 species), had a significant higher expected richness than forest habitats (max of 6 species). The only exception is the Red oak forest which is richer than all other habitat (23 species) probably due to its large surface area (i.e. it covers nearly half of the sampled area). Furthermore, four native carabid species were associated to a tall grass, as established by their significant associated IndVal (Table 3). The habitat preference of those species is consistent with their known biology (Larochelle and Larivière, 2003). Consequently, urban tall grass habitats hold rich carabid assemblages and associated native species while they have nearly null ecological value indices. We concluded that the *Ecological value* method is not appropriate to represent carabid diversity of urban open habitats.

Relevance of the Ecological value method within forest habitats

Our results suggested that forest native carabids abundance is the only entomological variable correlated to the *Ecological value* method. Its abundance increased significantly with importance of the ecological value index (Figure 3). From the

literature, it seems that vegetation-based methods can represent, but only to a certain extent, general patterns of insect communities (Rykken *et al.*, 1997; Panzer and Schwartz, 1998; Blake *et al.*, 2003). For the *Ecological value* it is apparent that this method cannot represent effectively all carabid species. Indeed, some carabid species were collected exclusively in forest sites which did not necessarily have a high ecological value. For instance, two specimens of the native species *Agonum melanarium* Dejean, which live in hydrophilous habitats (Epstein and Kulman, 1990), were only found in a Sugar maple-hickory forest site (station 11) because this site contains a temporary pool. However, this site is a disturbed forest station with a relative low ecological value index. With only a floral point of view, we would be susceptible to lose this native species when doing potential future urban development.

Influence of vegetation on forest carabid assemblages

Several studies have shown that mature forests hold a greater diversity of carabid than young forests (Southwood *et al.*, 1979; Liebherr et Mahar, 1979; Terrell-Nield, 1990; Niemelä *et al.*, 1996; Assmann, 1999; Watts and Gibbs, 2002; Poole *et al.*, 2003). We found that carabid richness (native and exotic added) and native carabids abundance were significantly higher in late succession forests (express by their low importance of heliophilous plant species). We also found a positive correlation between carabid diversity (express by Simpson index) and forest station age (measured by tree diameters). Our empirical results were consistent with Shea and Chesson's (2002) prediction that more native species can coexist in mature community because they have more time to adapt to local conditions and restrain their ecological niches. However, both estimations of forest maturity used (degree of succession and age of trees) did not show relations with the same entomological variables and were not collinear. In order to validate Shea and Chesson (2002)'s prediction in urban forest ecosystem, we will need to performed experimental studies.

An increase in plant diversity should lead to an increase in herbivorous insect diversity (Murdoch *et al.*, 1972; Panzer and Schwartz, 1998; Knops *et al.*, 1999). This increase in prey availability has been hypothesized to result in higher carabid richness (Butterfield, 1997; Liebherr and Mahar, 1979; Hengeveld, 1980). However, we found no relationship between carabids and plants richness. It is possible that other factors such as vegetation structure, which also influence abundance and availability of preys, are more important in determining carabid community than the presence of particular plant species (Buse, 1988; Niemelä *et al.*, 1996; Brose, 2003).

In fact, carabid assemblages are known to be affected by herbaceous and shrub layer structure in forest areas (Niemelä and Spence, 1994; Magura *et al.*, 2001). On one side, close forest habitats are known to held very few carabid species (Butterfield *et al.*, 1995; Niemelä *et al.*, 1996), and on the other side an important herbaceous layer hold rich carabid assemblages (Butterfield, 1997; Magura *et al.*, 2001). Similarly, here, shrub layer cover had a negative and herbaceous cover had a positive relationship on abundance and richness of carabid assemblages. However, we cannot separate their individual effect because they were also negatively correlated with one another.

The Ecological value method and urban biodiversity conservation

According to Kim (1993), arthropods are important and necessary in order to plan strategy of conservation. However, in our study, the *Ecological value* method did not represent the carabid richness of open habitats and show limits in representing entomological variables within forest. Thus, animal taxa, such as insects, should be included in classification methods, as complementary to the vegetation criterion (Refseth, 1980; Eyre and Rushton, 1989; Blake *et al.*, 2003). The selection of a complementary faunal indicator depends on several factors, and one on them is the feasibility of the sampling technique (McGeoch, 1998; Dale and Beyeler, 2001;

Andreasen *et al.*, 2001; Rainio and Niemelä, 2003). Our study showed that, in the regional context of Montreal city, it was very difficult to use pitfall traps (because of scavengers as raccoons) and the collection effort was too intensive. As a result, we conclude that the potential indicator insect taxa used as complementary to the *Ecological value* method have to be collected with another sampling technique than the classical pitfall trap.

Generally, in any conservation planning, arthropods are among the most difficult taxa to cover satisfactorily (Redak, 2000). The *Ecological value* method does not represent the total carabid community and show no relation with abundance or richness of exotic carabids. As carabid assemblages were numerically dominated by introduced species, we could postulate that biotic interactions, especially between exotic and native species, could explain the low predictive power of the *Ecological value* approach. However, even if the *Ecological value* does not represent the total carabid community, it seems that by applying this evaluation method we can, at least, favour the preservation of native carabids in forest sites. This attribute is significant because preservation and restoration of local indigenous fauna is an essential factor to consider in the conservation planning of urban environment (McKinney, 2006).

Our results illustrated that a unique floristic index, such as the ecological value index, seems to have a relatively low extent with insect diversity even though some urban forest habitat factors (e.g. vegetation structure and maturity) were correlated with carabid assemblages. Knowing that urban ecosystems can harbour a considerable amount of biological diversity, notably in the case of insects (e.g. Eversham *et al.*, 1996; McGeoch and Chown, 1997; Eyre *et al.*, 2003; Small *et al.*, 2003; Watts and Larivière, 2004), it seems important to look for an improved method of ecological evaluation to achieve better urban biodiversity conservation strategies.

Acknowledgements

We are thankful to Olivier Castonguay, Isabelle Desjardins, Benoît Guénard, Hugo Trottier and Martin Vallade from the Laboratoire de lutte biologique de l'Université du Québec à Montréal for helping with field work. A special thank to Geneviève Labrie for her comments on the manuscript, Yves Bousquet for taxonomical help (Agriculture and Agri-Food Canada), Yves Prairie (UQÀM) and Yoav Benjamini (Tel Aviv University) for statistical help, the Comité consultatif sur l'environnement (Université de Montréal) for financial assistance and access to the study site, and finally to the Ouellet-Robert collection (Université de Montréal) and the Lyman Entomological museum (McGill University) for access to the collection.

Literature cited

- Andreasen J.K., R.V. O'Neill, R. Noss and N.C. Slosser, 2001. Considerations for the development of a terrestrial index of ecological integrity. *Ecological Indicators* 1: 21-35.
- Assmann T., 1999. The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (Coleoptera: Carabidae). *Biodiversity and Conservation* 8: 1499-1517.
- Bedford S.E. and M.B. Usher., 1994. Distribution of arthropod species across the margins of farm woodlands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 48: 295-305.
- Benjamini Y. and Y. Hochberg, 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B* 57(1): 289-300.
- Blake S., D.I. McCracken, M.D. Eyre, A. Garside and G.N. Foster, 2003. The relationship between the classification of Scottish ground beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) and the National Vegetation Classification of British plant communities. *Ecography* 26: 602-616.
- Boivin P., J. Brisson and A. Bouchard, 2003. *Espaces naturels et semi-naturels du campus de l'Université de Montréal*. Institut de Recherche en Biologie Végétale, Montréal. 41p. + annexes.
- Boivin P., J. Brisson and A. Bouchard, 2005. Les espaces boisés du flanc nord-ouest du mont Royal: une richesse à découvrir sur le campus de l'Université de Montréal. *Le Naturaliste Canadien* 129(1): 14-25.
- Bousquet Y., 1992. *Bembidion femoratum* Sturm and *Amara communis* (Panzer) (Coleoptera: Carabidae) new to North America. *Journal of the New York Entomological Society* 100(3): 503-509.
- Brose U., 2003. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia* 135: 407-413.

- Buddle C.M., J. Beguin, E. Bolduc, A. Mercado, T.E. Sackett, R.D. Selby, H. Varady-Szabo and R.M. Zeran, 2005. The importance and use of taxon sampling curves for comparative biodiversity research with forest arthropod assemblages. *The Canadian Entomologist* 137: 120-127.
- Buse A., 1988. Habitat selection and grouping of beetles (Coleoptera). *Holarctic Ecology* 11: 241-247.
- Butterfield J., M.L. Luff, M. Baines and M.D. Eyre, 1995. Carabid beetle communities as indicators of conservation potential in upland forests. *Forest Ecology and Management* 79: 63-77.
- Butterfield J., 1997. Carabid community succession during the forestry cycle in conifer plantations. *Ecography* 20: 614-625.
- Cogliastro A., D. Lajeunesse, G. Domon and A. Bouchard, 1996. *Programme de gestion des écosystèmes des parcs-nature de la communauté urbaine de Montréal*. Rapport final présenté à la Division des parcs-nature, Communauté urbaine de Montréal. 136p.
- Dale V.H. and S.C. Beyeler, 2001. Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators* 1: 3-10.
- Domon G., Y. Bergeron and P. Mousseau, 1986. La hiérarchisation des unités forestières et des bois en milieu urbain sur la base de leur valeur écologique. *Biological Conservation* 37: 157-177.
- Downie N.M. and R.H. Arnett JR., 1996. *The beetles of Northeastern North America*. The Sandhill Crane Press, AIP Gainesville, Florida. Volume 1. 880p.
- Dufrêne M., 1998. Program IndVal. Version 2.0. - Available at <http://mrw.wallonie.be/dgrne/silw/outils/indval/home.html>.
- Dufrêne M. and P. Legendre, 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67(3): 345-366.
- Epstein M.E. and H.M. Kulman, 1990. Habitat distribution and seasonal occurrence of carabid beetles in East-central Minnesota. *American Midland Naturalist* 123(2): 209-225.

- Eversham B.C., D.B. Roy and M.G. Telfer, 1996. Urban, industrial and other manmade sites as analogues of natural habitats for Carabidae. *Annales Zoologici Fennici* 33: 149-156.
- Eyre M.D. and S.P. Rushton, 1989. Quantification of conservation criteria using invertebrates. *Journal of Applied Ecology* 26: 159-171.
- Eyre M.D., M.L. Luff and J.C. Woodward, 2003. Beetles (Coleoptera) on brownfield sites in England: An important conservation resources? *Journal of Insect Conservation* 7: 223-231.
- Garcia L.V., 2004. Escaping the Bonferroni iron claw in ecological studies. *Oikos* 105(3): 657-663.
- Gotelli N.J. and R.K. Colwell, 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.
- Gotelli, N.J. and G.L. Entsminger, 2001. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.
- Heliölä J., M. Koivula and J. Niemelä, 2001. Distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) across a boreal forest-clearcut ecotone. *Conservation Biology* 15(2): 370-377.
- Hengeveld R., 1980. Polyphagy, oligophagy and food specialization in ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Netherlands Journal of Zoology*. 15: 564-584.
- Kim K.C., 1993. Biodiversity, conservation and inventory: why insects matter. *Biodiversity and Conservation* 2: 191-214.
- Kremen C., R.K. Colwell, T.L. Erwin, D.D. Murphy, R.F. Noss and M.A. Sanjayan, 1993. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. *Conservation Biology* 4(4): 796-803.
- Labrecque J. and G. Lajoie, 2002. *Les plantes vasculaires menacées ou vulnérables du Québec*. Ministère de l'Environnement. Direction du patrimoine écologique et du développement durable. 53p. + annexe.
- Larochelle A. and M-C. Larivière, 2003. *A natural history of the ground-beetles (Coleoptera: Carabidae) of America north of Mexico*. Pensoft. Sofia-Moscow. Series Faunistica n.27. 583p.

- Larochelle A., 1976. *Manuel d'identification des Carabidae du Québec*. Cordulia, Supplément 1. 127p.
- Larsen K.J., T.T. Work and F.F. Purrington, 2003. Habitat use patterns by ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of northeastern Iowa. *Pedobiologia* 47: 288-299.
- Levesque C. and G-Y. Levesque, 1994. Abundance and seasonal activity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in a raspberry plantation and adjacent sites in southern Quebec (Canada). *Journal of Kansas Entomology Society* 67(1): 73-101.
- Levesque C., J. Dubé and J-G Pilon, 1976. Inventaire et étude biocénotique des coléoptères Carabidae de biotopes forestiers des Laurentides (Québec). *Le Naturaliste Canadien* 103: 569-582.
- Liebherr J. and J. Mahar, 1979. The carabid fauna of the upland oak forest in Michigan: survey and analysis. *The Coleoptera Bulletin* 33(2): 183- 197.
- Magura T., B. Tothmeresz and T. Molnar, 2001. Forest edge and diversity: carabids along forest-grassland transects. *Biodiversity and Conservation* 10: 287-300.
- McGeoch M.A. and S.L. Chown, 1997. Impact of urbanization on a gall-inhabiting Lepidoptera assemblage: the importance of reserves in urban areas. *Biodiversity and Conservation* 6: 979-993.
- McGeoch, M.A., 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews* 73: 181-201.
- McIntyre N.E., 2000. Ecology of urban arthropods: a review and a call to action. *Ecology and Population Biology* 93 (4): 825-835.
- McKinney M.L., 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127(3): 247-260.
- Murdoch W.W., F.C. Evans and C.H. Peterson, 1972. Diversity and pattern in plants and insects. *Ecology* 53(3): 819-829.
- Niemelä J. and E. Halme, 1992. Habitat associations of carabid beetles in fields and forest on the Aland Islands, SW Finland. *Ecography* 15: 3-11.
- Niemelä J. and J.R. Spence, 1994. Distribution of forest dwelling carabids (Coleoptera): spatial scale and the concept of communities. *Ecography* 17: 166-175.

- Niemelä J., 1999. Ecology and urban planning. *Biodiversity and Conservation* 8: 119-131.
- Niemelä J., J.R. Spence and D.H. Spence, 1992a. Habitat associations and seasonal activity of ground-beetles (Coleoptera: Carabidae) in central Alberta. *The Canadian Entomologist* 124: 521-540.
- Niemelä J., Y. Haila and P. Punttila, 1996. The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. *Ecography* 19: 352-368.
- Niemelä J., Y. Haila, E. Halme, T. Pajunen and P. Punttila, 1992b. Small-scale heterogeneity in the spatial distribution of carabid beetles in the southern Finnish taiga. *Journal of Biogeography* 19: 173-181.
- Panzer R. and M.W. Schwartz, 1998. Effectiveness of a vegetation-based approach to insect conservation. *Conservation Biology* 12(3): 693-702.
- Pearce J.L., L.A. Venier, J. McKee, J. Pedlar and D. McKenney, 2003. Influence of habitat and microhabitat on carabid (Coleoptera: Carabidae) assemblages in four stand types. *The Canadian Entomologist* 135: 337-357.
- Poole A., M. Gormally and M.S. Skeffington, 2003. The flora and carabid beetle fauna of a mature and regenerating semi-natural oak woodland in south-east Ireland. *Forest Ecology and Management* 177: 207-220.
- Rainio J. and J. Niemelä, 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 12: 487-506.
- Rebele F., 1994. Urban ecology and special features of urban ecosystems. *Global Ecology and Biogeography Letters* 4: 173-187.
- Redak R.A., 2000. Arthropods and multispecies habitat conservation plans: Are we missing something? *Environmental Management Supplement* 26(1): 97-107.
- Refseth D., 1980. Ecological analyses of carabid communities potential use in biological classification for nature conservation. *Biological Conservation* 17: 131-141.
- Rosenberg D.M., H.V. Danks and D.M. Lehmkuhl, 1986. Importance of insects in environmental impact assessment. *Environmental Management* 10 (6): 773-783.

- Rykken J.J., D.E. Capen and S.P. Mahabir, 1997. Ground beetles as indicators of land type diversity in the Green Mountains of Vermont. *Conservation Biology* 11(2): 522-530.
- SAS Institute, 2002. JMP5.0.1 SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Shea K. and P. Chesson, 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17(4): 170-176.
- Small E.C., J.P. Sadler and M.G. Telfer, 2003. Carabid beetle assemblages on urban derelict sites in Birmingham, UK. *Journal of Insect Conservation* 6: 233-246.
- Southwood T.R.E., V.K. Brown and P.M. Reader, 1979. The relationship of plant and insect diversities in succession. *Biological Journal of the Linnean Society* 12: 327-348.
- Taylor R.J. and N. Doran, 2001. Use of Terrestrial invertebrates as indicators of the ecological sustainability of forest management under the Montreal process. *Journal of Insect Conservation* 5: 221-231.
- Terrell-Nield C., 1990. Is it possible to age woodlands on the basis of their carabid beetle diversity? *The Entomologist* 109(3): 136-145.
- Tews J., U. Brose, V. Grimm, K. Tielbörger, M.C. Wichmann, M. Schwager and F. Jeltsch, 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79-92.
- Thiele, H-U., 1977. *Carabid beetles in their environments*. Springer-Verlag, Berlin. 369p.
- Watts C.H. and G.W. Gibbs, 2002. Revegetation and its effect on the ground-dwelling beetle fauna of Matiu-Somes island, New Zealand. *Restoration Ecology* 10(1): 96-106.
- Watts C.H. and M-C. Larivière, 2004. The importance of urban reserves for conserving beetles communities: a case study from New-Zealand. *Journal of Insect Conservation* 8: 47-58.

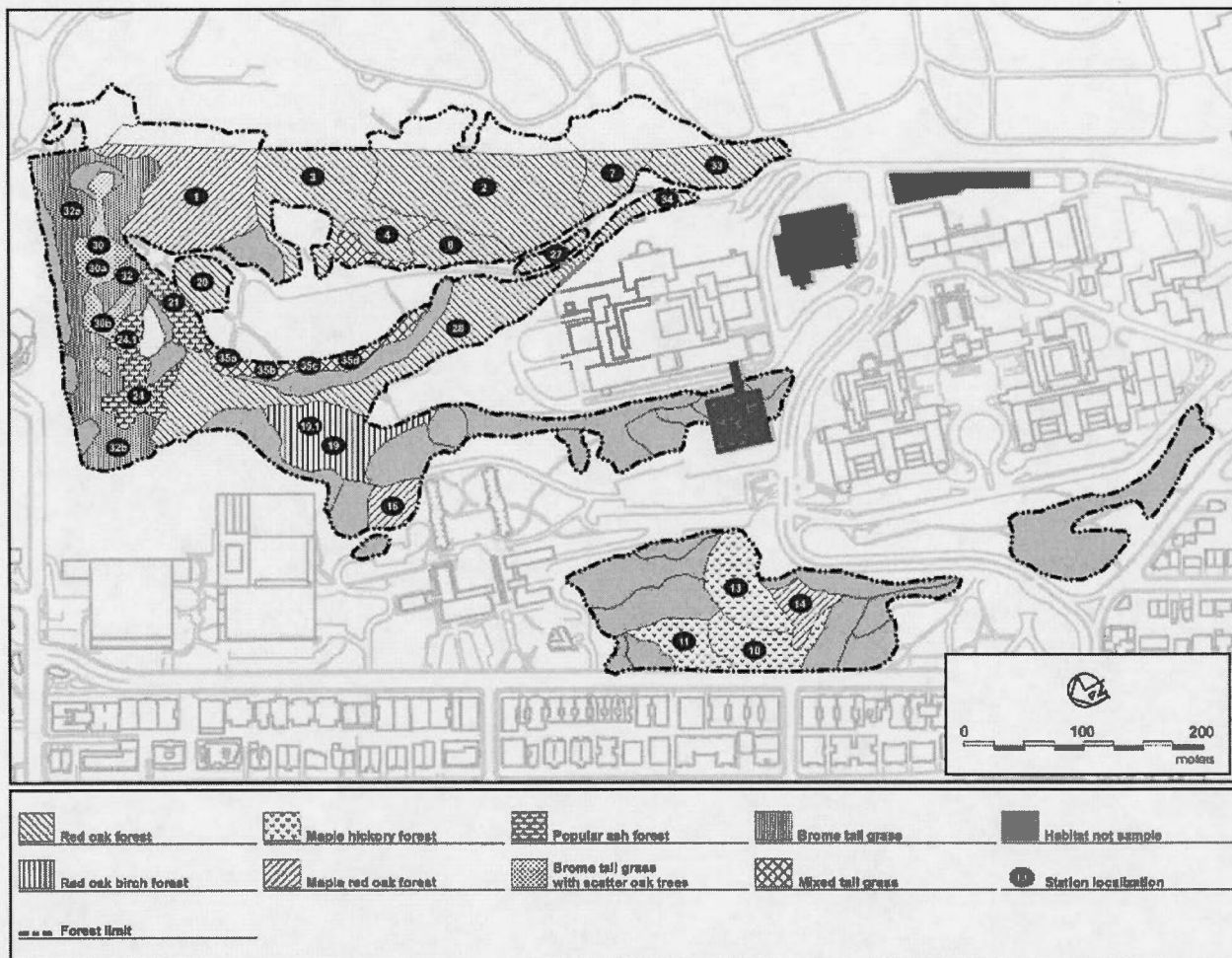
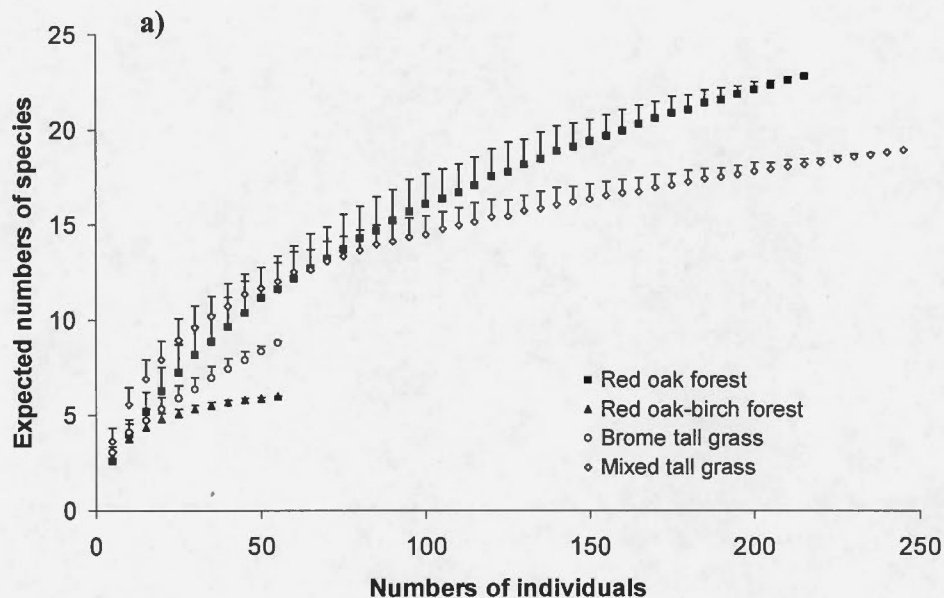


Figure 1. Study site with habitat type and station localization.



Figures 2a. Rarefaction estimates of expected number of carabid species, $E(s)$ by sub-sample size (number of individuals) for total number of carabids collected within each habitat type (having a total number of individuals higher than 50 individuals). Error bars are ± 1 SD

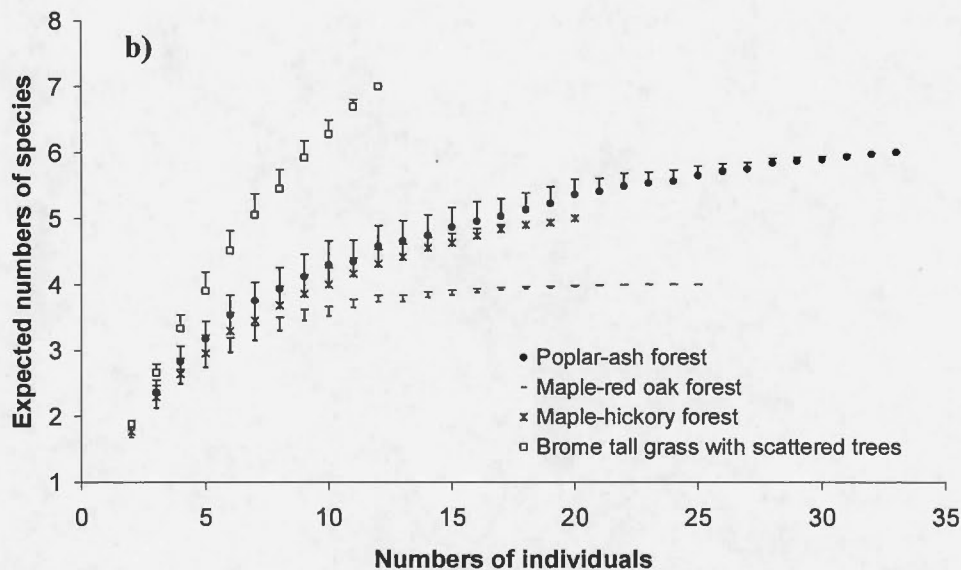


Figure 2b. Rarefaction estimates of expected number of carabid species, $E(s)$ by sub-sample size (number of individuals) for total number of carabids collected within each habitat type (type having a total number of individuals less than 35 individuals). Error bars are ± 1 SD.

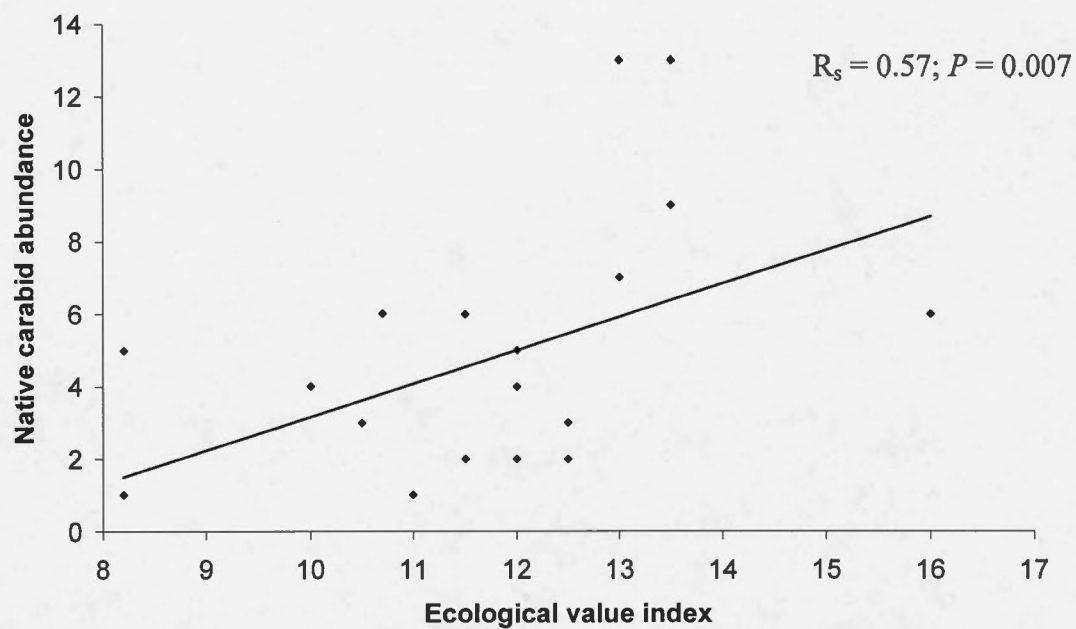


Figure 3. Correlation between ecological value index (between 0 and 25) and abundance of native carabids within forest stations ($n = 21$; $\alpha \leq \text{FDR}$).

Table 1. Criteria used in calculation of ecological value indices. Each criterion has a given value between 0 and 5; see Cogliastro *et al.* (1996) and Boivin *et al.* (2003 and 2005) for details on ecological value calculation.

Criteria	Definition
<i>Uniqueness</i>	Rareness and uniqueness estimation of the vegetation community of a given region
<i>Representativeness</i>	Correspondence (%) of floristic composition with a typical community using classical studies as reference
<i>Degree of succession</i>	Inversely express by dominance of heliophilous plant species (heliophilous coefficient comprised between 0-1)
<i>Specific richness</i>	Total number of plant species
<i>Rarity</i>	Total number of rare species ^a

^a from the list of susceptible, vulnerable, and threatened vascular plants of Quebec province (Labrecque and Lajoie, 2002)

Table 2. Surface area of each habitat type sampled and number of stations used.

Habitats		Area (ha)	Number of stations
Forest habitats	Red-oak forest (<i>Quercus rubra</i>)	4.7	10
	Maple-hickory forest (<i>Acer saccharum</i> and <i>Carya cordiformis</i>)	1.3	3
	Maple-red oak forest (<i>A. saccharum</i> and <i>Q. rubra</i>)	1.9	3
	Poplar-ash forest (<i>Populus deltoides</i> and <i>Fraxinus americana</i>)	0.6	3
	Red oak-birch forest (<i>Q. rubra</i> and <i>Betula papyrifera</i>)	0.5	2
Open habitats	Brome tall grass with scattered trees (<i>Bromus inermis</i> and <i>Q. rubra</i>)	0.4	3
	Brome tall grass (<i>B. inermis</i>)	1.3	3
	Mixed tall grass (diverse grass and shrub species)	0.36	4
		11.06	n = 31

Table 3. Indicator Value (IndVal) for each species in their preferred habitat. Relative abundance is represented by the number of specimens collected in this habitat over the total number of carabid collected. Station presence is represented by the number of stations in the preferred habitat in which the species was collected on the total number of stations used.

	Relative abundance	IndVal	Station presence
All habitats			
<i>Carabus nemoralis</i> ^a	246/246	90.32 ^{NA}	27/31
<i>Pterostichus mutus</i>	55/55	70.97 ^{NA}	21/31
Red oak forest			
<i>Chlaenius tricolour</i>	3/3	30.00 ^{NS}	3/10
<i>Dyschiriodes globulosus</i>	2/2	10.00 ^{NS}	1/10
<i>Harpalus plenalis</i>	1/1	10.00 ^{NS}	1/10
<i>Harpalus longicollis</i>	1/1	10.00 ^{NS}	1/10
<i>Cymindis americana</i>	1/1	10.00 ^{NS}	1/10
<i>Anisodactylus harrisi</i>	1/1	10.00 ^{NS}	1/10
<i>Amara sp.2</i>	1/1	10.00 ^{NS}	1/10
<i>Cymindis neglecta</i>	1/1	10.00 ^{NS}	1/10
Maple-hickory forest			
<i>Agonum melanarium</i>	2/2	33.33 ^{NS}	1/3
<i>Clivina fossor</i> ^a	2/3	24.24 ^{NS}	1/3
Poplar-ash forest			
<i>Badister obtusus</i>	2/4	33.33 ^{NS}	2/3
Red oak-birch forest			
<i>Amara lunicollis</i>	7/27	46.98 ^{NS}	2/2
Brome tall grass with scattered trees			
<i>Trichotichnus autumnalis</i> ^b	1/1	33.33 ^{NS}	1/3
<i>Amara sp.1</i>	2/4	25.64 ^{NS}	1/3
Bromes tall grass			
<i>Ophonus rufibarbis</i> ^a	15/27	60.85 *	3/3
<i>Amara musculis</i>	1/1	33.33 ^{NS}	1/3
<i>Sphaeroderus lecontei</i>	1/2	25.64 ^{NS}	1/3
<i>Amara aulica</i> ^a	23/35	23.96 ^{NS}	1/3

	Relative abundance	IndVal	Station presence
Mixed tall grass			
<i>Poecilus lucublandus</i>	18/18	100.00 *	4/4
<i>Diplocheila obtusa</i>	47/62	78.42 *	4/4
<i>Pterostichus melanarius</i> ^a	85/106	77.89 *	4/4
<i>Harpalus rufipes</i> ^a	10/14	64.66 *	3/4
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	6/6	50.00 *	2/4
<i>Amara rubrica</i>	9/9	50.00 *	2/4
<i>Harpalus affinis</i> ^a	3/4	44.12 ^{NS}	2/4
<i>Amara bifrons</i> ^a	1/1	25.00 ^{NS}	1/4
<i>Amara apricaria</i> ^a	1/2	17.86 ^{NS}	1/4
<i>Amara flebilis</i>	1/2	17.86 ^{NS}	1/4
<i>Harpalus pensylvanicus</i>	2/5	15.63 ^{NS}	1/4
<i>Harpalus fallax</i>	1/4	11.36 ^{NS}	1/4

* $P < 0.05$; NS: non significant; NA: non applicable

^a: introduce species (from Bousquet, 1992)

^b: new mention to Quebec province (Y. Bousquet pers. com.).

Table 4a. Spearman rank correlations (R_s) between entomological and environmental variables of forest stations ($n = 21$; $\alpha \leq \text{FDR}$).

	Carabid abundance			Carabid richness		Simpson index
	total	natives	exotics	total	natives	
Ecological value	0.36	0.57*	0.25	0.37	0.44*	0.18
Representativeness	0.30	0.48*	0.19	0.22	0.35	-0.05
Heliophilous coefficient	-0.44*	-0.59*	-0.31	-0.53*	-0.52*	0.04
Plant richness	-0.16	-0.09	-0.12	-0.08	-0.11	0.45*
Mean tree diameter	-0.52*	-0.12	-0.52*	-0.12	-0.22	0.60*
Shrub cover	-0.75*	-0.64*	-0.67*	-0.59*	-0.65*	0.17
Herbaceous cover	0.67*	0.58*	0.60*	0.65*	0.54*	0.23
Leaves cover	0.20	0.12	0.21	0.00	-0.06	-0.10

* $P < 0.05$; number in bold pass the False Discovery Rate.

Table 4b. Spearman rank correlations (R_s) between environmental variables of forest stations ($n = 21$; $\alpha \leq \text{FDR}$).

	Ecological value	Representativeness	Heliophilous coefficient	Mean tree diameter	Plant richness	Shrub cover	Herbaceous cover
Ecological value							
Representativeness	0.84*						
Heliophilous coef.	-0.59*	-0.54*					
Mean tree diameter	0.06	0.02	-0.16				
Plant richness	-0.01	-0.01	0.38	0.24			
Shrub cover	-0.43	-0.47*	0.43	0.44	0.24		
Herbaceous cover	0.26	0.20	-0.36	-0.10	0.32	-0.63*	
Leaves cover	0.55*	0.32	-0.22	-0.14	-0.31	-0.10	-0.16

* $P < 0.05$; number in bold pass the False Discovery Rate

Appendix A. Entomological variables for each forest and open station (July and August data was pooled) as well as criteria used in ecological value indices calculation, others environmental variables tested and habitat type (MRO: Maple-red oak forest; RO: Red oak forest, MH: Maple-hickory forest; ROB: Red oak- birch forest; PA: Poplar-ash forest; BT: Brome tall grass; BTS: Brome tall grass with scattered trees; MT: Mixed tall grass).

Station	Carabids abundance		Carabids richness		Simpson index	Habitat type	Ecological value	Representativeness	Heliophilous coefficient	Plant richness	Mean tree diameter	Mean cover of shrub	Mean cover of herbaceous	Mean cover of leaves
	native	exotic	native	exotic										
1	2	8	1	2	2.78	MRO	12	33.3	0.110	28	58.3	4	4	7
2	5	10	3	2	2.42	RO	12	25	0.060	33	44.0	4	5	5
3	6	17	2	3	2.33	RO	11.5	25	0.050	16	39.9	3	5	5.5
4	3	3	1	2	3.60	RO	12.5	25	0.098	32	52.0	4.5	4	6
7	6	6	3	2	4.00	RO	16	50	0.006	34	59.8	3.5	7	4
8	2	16	1	2	1.59	RO	11.5	25	0.227	38	24.5	4	6	6
10	3	3	1	1	2.00	MH	10.5	38.5	0.162	43	50.9	4	5	1.5
11	4	6	2	3	4.55	MH	10	23.1	0.152	37	53.7	5.5	4	3
13	2	2	1	1	2.00	MH	12	33.1	0.071	30	52.1	4	4	5
14	1	1	1	1	2.00	MRO	11	33.1	0.072	29	44.5	5	3	3.5
15	4	9	2	2	2.32	MRO	12	33.1	0.031	28	42.8	5.5	4	5.5
19	9	13	3	2	3.46	ROB	13.5	50	0.077	38	34.2	3	6	5.5
19.1*	13	20	3	2	2.49	ROB	13.5	50	0.077	38	34.2	3	6	4.5
20	2	4	3	1	3.00	RO	11.5	25	0.240	37	45.5	4	4	4.5
21	2	18	2	3	3.65	PA	8.2	18.2	0.351	39	41.6	4	6	1.5
24	5	3	2	1	2.46	PA	8.2	18.2	0.367	28	32.9	4	4	4
24.1*	1	5	1	1	1.38	PA	8.2	18.2	0.367	28	32.9	4	4	2
27	6	39	4	2	1.46	RO	10.7	25	0.006	26	34.4	2.5	7	4
28	7	39	6	3	1.53	RO	13	50	0.058	28	31.5	3	5	5
33	2	13	2	1	1.32	RO	12.5	50	0.087	20	17.9	3.5	2	6
34	13	10	6	1	3.60	RO	13	50	0.015	28	-	3	6	4.5
30	2	3	2	2	4.45	BTS	-	-	-	-	-	-	-	-
30a	4	2	3	1	2.67	BTS	-	-	-	-	-	-	-	-
30b	1	0	1	0	1.00	BTS	-	-	-	-	-	-	-	-
32	0	4	0	1	1.00	BT	-	-	-	-	-	-	-	-
32a	3	31	2	3	2.05	BT	-	-	-	-	-	-	-	-
32b	2	17	2	3	3.03	BT	-	-	-	-	-	-	-	-
35a	15	37	3	7	4.31	MT	-	-	-	-	-	-	-	-
35b	37	21	7	4	3.99	MT	-	-	-	-	-	-	-	-
35c	42	61	7	6	5.46	MT	-	-	-	-	-	-	-	-
35d	11	23	5	3	4.28	MT	-	-	-	-	-	-	-	-

* Twin with the preceding station; a, b, c, d: stations created for this study.

ARTICLE II

**EFFET DE LA VALEUR ÉCOLOGIQUE DES HABITATS URBAINS SUR LE
SUCCÈS D'INVASION DE *CARABUS NEMORALIS* MÜLLER
(COLEOPTERA: CARABIDAE)**

Samuel Pinna¹ et Eric Lucas¹

¹Groupe de recherche en écologie comportementale et animale, Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, CP 8888, succ. Centre-ville, Montréal, Québec H3C 3P8

Résumé : Afin de mieux comprendre le succès des invasions biologiques, nous avons évalué l'effet de la valeur écologique, et d'autres caractéristiques des habitats urbains, sur le succès des espèces exotiques de carabes et spécialement sur l'espèce envahissante *Carabus nemoralis* Müller. Les habitats urbains qui ont une forte valeur écologique, ainsi qu'une grande maturité et complexité, devraient être riches en espèces, et par conséquent moins susceptibles aux invasions biologiques. En effet, l'hypothèse d'invincibilité-diversité d'Elton (1958) stipule que plus les communautés natives sont riches, plus elles sont résistantes aux invasions d'espèces exotiques. À l'opposé de cette prédiction, une relation positive entre la richesse des espèces natives et des espèces exotiques de carabes est observée. Des facteurs extrinsèques, tels que les caractéristiques végétales des habitats, expliqueraient ce résultat. Toutefois, nos données ne démontrent pas que l'altération des forêts en milieux ouverts favorise l'introduction d'espèces envahissantes. L'hypothèse de perturbation-invincibilité n'est donc pas validée dans cet environnement urbain. Pour les stations forestières spécifiquement, d'autres facteurs tels que leur valeur écologique et leur complexité ne présentent aucune relation avec le succès des espèces exotiques de carabes. Par contre, le niveau de maturité des forêts influence les populations de l'espèce envahissante, *C. nemoralis*. Même si les données ne démontrent pas de résistance biotique des espèces natives de carabes face aux espèces introduites, l'abondance relative de *C. nemoralis* est négativement corrélée avec la diversité des carabes (indice de Simpson). Cette relation laisse à penser à une éventuelle influence de cette espèce dominante sur la structure et la composition des communautés de carabes.

Mots-clefs: *Carabus nemoralis*, valeur écologique, maturité, complexité, perturbations, succès d'invasion, résistance biotique.

Introduction

Les invasions biologiques ont un impact marqué sur la diversité locale dans de nombreuses régions du monde (Vitousek *et al.*, 1996). Par le fait même, il est urgent de mieux comprendre les facteurs écologiques affectant le succès des espèces envahissantes (Shea et Chesson, 2002). Les écosystèmes urbains, qui connaissent la plus grande proportion d'espèces exotiques (Rebele, 1994; Niemelä, 1999), sont fréquemment perturbés et constitués d'une mosaïque variée de biotopes (Rebele, 1994; Niemelä, 1999; McIntyre, 2000). Le milieu urbain représente donc un modèle d'étude permettant de mieux comprendre les caractéristiques des habitats qui facilitent, ou inhibent, le succès des espèces exotiques.

En 1958, C. Elton propose l'hypothèse d'invincibilité-diversité stipulant que les communautés natives diversifiées sont plus résistantes à l'introduction d'espèces exotiques que les communautés pauvres en espèces. Des expériences, basées sur les communautés végétales, corroborent ce concept de résistance biotique (Knops *et al.*, 1999; Levine, 2000; Naeem *et al.*, 2000; Kennedy *et al.*, 2002) alors que des observations empiriques montrent une relation positive entre la diversité et le succès des espèces exotiques (Wiser *et al.*, 1998; Levine et D'Antonio, 1999; Levine, 2000; Foster *et al.*, 2002). L'effet de facteurs extrinsèques (tels que le régime de perturbation, la disponibilité des ressources, etc.) est proposé par plusieurs auteurs pour expliquer cette controverse (Levine et D'Antonio, 1999; Levine, 2000; Naeem *et al.*, 2000; Foster *et al.*, 2002; Kennedy *et al.*, 2002; Shea et Chesson, 2002).

Les perturbations sont reconnues pour favoriser l'introduction d'espèces exotiques (Elton, 1958; Hobbs et Huenneke, 1992; Byers, 2002). Autrement dit, si les habitats ne sont pas perturbés, les espèces natives adaptées aux conditions locales ont un avantage compétitif marqué sur les nouvelles espèces introduites (Case, 1991; Massot *et al.*, 1994; Byers, 2002). Néanmoins, ces conditions de stabilité, nécessaires à

l'absence d'exclusion compétitive des espèces natives, n'ont pratiquement jamais lieu dans les habitats urbains (Rebele, 1994) car ils subissent de constantes perturbations. Cette altération écologique des habitats urbains serait donc un facteur déterminant le succès des espèces envahissantes. Dans le même ordre d'idée, Shea et Chesson (2002), proposent que la résistance biotique des communautés soit affectée par leur maturité. En effet, les habitats non-perturbés ont le temps de devenir mature en accumulant des espèces (augmentation de la richesse) et en se constituant d'espèces adaptées aux conditions locales (espèces compétitives) (Shea et Chesson 2002). De plus, l'établissement d'espèces exotiques et le déplacement d'espèces natives seraient facilités par une réduction de complexité des habitats (Petran et Case, 1998; Reitz et Trumble, 2002). La diversité, qui serait gage de résistance biotique face aux espèces invasives (Elton, 1958; Kennedy *et al.*, 2002), est effectivement déterminée par la complexité structurelle des habitats (Simpson, 1949; Tews *et al.*, 2005). La valeur écologique des habitats et d'autres facteurs tels que leur niveau de maturité et leur complexité structurelle, seraient donc liés au succès d'invasion des espèces exotiques.

La diversité des carabes (Coleoptera : Carabidae) est affectée par les caractéristiques des habitats, comme par exemple, le type d'habitat (Niemelä *et al.*, 1992; Larsen *et al.*, 2003), le niveau de succession (Terrell-Nield, 1990; Niemelä *et al.*, 1996) et la complexité de la structure végétale (Liebherr et Mahar, 1979; Niemelä *et al.*, 1996). Néanmoins, nous avons retrouvé relativement peu d'études portant spécifiquement sur les carabes exotiques (Spence et Spence, 1988; Niemelä et Spence, 1991; Niemelä *et al.*, 1997) et aucune ne porte sur l'effet de la valeur écologique des habitats urbains. Les communautés de carabes des écosystèmes urbains de Montréal (Québec, Canada) sont dominées par une espèce introduite, *Carabus nemoralis* Müller (obs. pers.). Cette espèce généraliste a vraisemblablement le potentiel de réduire les populations de carabes natifs (Larsen et Langor, 1982; Spence et Spence, 1988). Pourtant, à notre connaissance, il n'y a pas d'étude sur l'impact de *C. nemoralis*, ni sur les facteurs écologiques influençant son succès d'invasion.

L'objectif principal de cette étude est d'évaluer l'effet de la valeur écologique, et autres facteurs, des habitats urbains du parc du mont Royal (Montréal, Qc, Canada) sur le succès d'invasion des espèces envahissantes de carabes et particulièrement de *C. nemoralis*. Nous avons utilisé un indice de valeur écologique (Domon *et al.*, 1986; Cogliastro *et al.*, 1996) ainsi que différentes variables floristiques des habitats du mont Royal déterminées par Boivin *et al.* (2003). D'après la prédiction d'invincibilité-diversité d'Elton (1958), nous posons comme hypothèses (1) que la richesse des espèces exotiques sera négativement corrélée avec la richesse des espèces natives de carabes. Afin d'évaluer les facteurs prépondérants des habitats urbains qui influencent leur résistance biotique face aux espèces exotiques, les sous-hypothèses suivantes sont posées : (2) le succès des espèces exotiques de carabes, mesuré par leur abondance (relative) et leur richesse (relative), sera plus grand dans les habitats ouverts (perturbés et faible indices de valeur écologique) que dans les habitats forestiers; (3) la valeur écologique des habitats forestiers et leurs autres caractéristiques végétales (représentativité, niveau de succession, âge, complexité de la végétation, etc.) sont négativement corrélées avec le succès des espèces exotiques de carabes. Étant donné que *C. nemoralis* est une espèce introduite qui domine numériquement les communautés de carabes du site d'étude (Chapitre I), il est postulé que (4) son abondance (relative) est négativement corrélée avec l'abondance et la richesse des espèces natives de carabes ainsi que la diversité des communautés.

Matériels et Méthodes

Site d'étude et plan d'échantillonnage

L'étude s'est déroulée dans le parc urbain du mont Royal (190 ha) situé au centre de la ville de Montréal, Québec, Canada (45°30N, 73°36O). Le dispositif expérimental a été mis en place sur la propriété de l'Université de Montréal (59 ha) qui se situe sur la

face nord-est de la colline. Il y reste 15,6 ha de végétation formant une mosaïque d'habitats allant du boisé centenaire, à la jeune forêt perturbée, jusqu'à l'herbaie ouverte (Boivin *et al.*, 2003). Les stations d'échantillonnage ont été sélectionnées parmi les stations permanentes créées par Boivin *et al.* (2003), et certaines autres ont été rajoutées, pour un total de 21 stations forestières et de 10 stations en milieu ouvert (Chapitre I).

Échantillonnage des carabes

Les carabes ont été échantillonnés à l'aide de deux pièges fosses par station, pour un total de 62 pièges (soit 42 pièges en milieux forestiers et 20 pièges en milieux ouverts). Distancés de 10 m, ils ont été placés sur une diagonale à l'intérieur des stations. Les pièges fosses avaient un diamètre de 9 cm et ont été remplis avec 100 ml d'un mélange d'eau et de propylène glycole (1:2). Un couvercle en plastique a été placé 2 à 3 cm au dessus de chaque piège pour les protéger des intempéries et des débris divers. Malgré les biais inhérents à cette technique, elle reste la plus appropriée pour l'échantillonnage des arthropodes du sol (Spence et Niemelä, 1994; Lövei et Sunderland, 1996).

Les données entomologiques analysées dans cette étude sont issues des mêmes campagnes d'échantillonnage que celle du Chapitre I. Les pièges fosses ont été mis en place pendant sept jours consécutifs en juillet (du 15 au 22) et en août (du 15 au 22) 2004. Toutes les espèces de carabes ont été identifiées à l'aide des ouvrages de référence de Larochelle (1976) et de Downie et Arnett (1996) mise à part quelques individus du genre *Amara*, très difficile à identifier (Y. Bousquet com. pers.). Le statut d'espèce exotique a été validé par la liste des carabes exotiques d'Amérique du Nord-est établie par Bousquet (1992).

Variables environnementales

Les caractéristiques végétales de chacune des stations ont été mesurées par Boivin *et al.* (2003) selon une méthode standardisée (voir description de la méthodologie in Domon *et al.*, 1986; Cogliastro *et al.*, 1996). Basés sur différents critères de la végétation (Domon *et al.*, 1986; Boivin *et al.*, 2003), l'indice de valeur écologique, compris entre 0 et 25, a été utilisé pour qualifier la valeur globales des stations forestières. Parmi les variables de la végétation mesurées par Boivin *et al.* (2003) sur le mont Royal, nous avons analysé les variables environnementales suivantes : la représentativité, la maturité et la complexité des habitats (Appendice A). La représentativité des stations forestières (%) est une mesure de la correspondance de la composition floristique avec une communauté typique (issue d'études de référence). La maturité des habitats forestiers est estimée par le degré de succession écologique et l'âge des stations. D'une part, le coefficient d'héliophilie, compris entre 0 et 1, exprime l'importance des espèces de lumières caractérisant le niveau de succession des stations. D'autre part, la moyenne du diamètre à hauteur de poitrine (DHP) des trois plus gros arbres est utilisée comme mesure de l'âge des stations forestières. Pour estimer la complexité des habitats nous avons utilisé le nombre total d'espèces de plantes présentes ainsi que le recouvrement moyen de la strate arbustive et de la strate herbacée. Afin de compléter les variables susceptibles d'influencer les communautés de carabes l'estimation visuelle du recouvrement de la litière au sol a été effectuée sur un diamètre de 3 m autour de chaque piège. Le recouvrement de la strate arbustive, de la strate herbacée et de feuilles au sol ont été évalués avec les catégories suivantes : 1:<1%; 2:1-5%; 3:5-10%; 4:10-25%; 5:25-50%; 6:50-75%; 7:>75%.

Analyses statistiques

La majorité des variables environnementales et entomologiques n'ayant pas une distribution normale, l'analyse des données a été faite à l'aide de tests non-paramétriques. Pour analyser les possibles interactions entre les espèces exotiques et natives de carabes - notamment la relation entre la richesse des espèces natives et des

espèces exotiques, ainsi que l'impact de *C. nemoralis* sur les communautés - nous avons utilisé une analyse de comparaisons multiples (matrice de 55 corrélations de Spearman; $n = 31$) traitant toutes les relations possibles entre les onze variables entomologiques suivantes : abondance brute et relative (%) de *C. nemoralis*, abondance et richesse de tous les carabes (exotiques et natifs confondus), abondance brute et relative (%) des carabes exotiques, richesse brute et relative (%) des espèces exotiques, abondance et richesse des carabes natifs, et diversité des carabes (indice de Simpson). Lors d'une telle analyse multivariée, certaines corrélations peuvent être dues au hasard. Pour pallier à ce problème nous avons utilisé un correcteur d'inflation proposé par Benjamini et Hochberg, (1995), le *False Discovery Rate* ou Taux de Fausses Découverte (TFD). Le TFD est un outil statistique simple, versatile et puissant qui permet de réaliser des études écologiques ayant des centaines de tests simultanés (Garcia, 2003).

Afin de tester l'hypothèse de perturbation et d'estimer le succès d'invasion de *C. nemoralis* dans les habitats ouverts, nous avons utilisé le test de Wilcoxon/Kruskal-Wallis ($n = 8$; $\alpha \leq 0,05$) pour comparer les moyennes entre les trois habitats ouverts et les cinq habitats forestiers de : l'abondance brute et l'abondance relative de *C. nemoralis*, ainsi que l'abondance (relative) et la richesse (relative) de l'ensemble des espèces exotiques.

Pour évaluer l'effet de la valeur écologique des habitats et de leur caractéristiques végétales sur le succès des espèces exotiques, nous avons utilisé une analyse de comparaisons multiples (matrice de 32 corrélations de Spearman; $n = 21$) et appliqué le TFD. La matrice comprend les corrélations entre les quatre variables spécifiques aux succès des espèces exotiques (abondance brute et relative (%) de *C. nemoralis*, l'abondance relative (%) et la richesse relative (%) de toutes les espèces exotiques de carabes) (Appendice A) avec les huit variables environnementales sélectionnées (indice de valeur écologique, représentativité, coefficient d'héliophilie, DHP moyen,

richesse des plantes, recouvrement de la strate arbustive, de la strate herbacée et des feuilles). Du fait de la non-disponibilité de ces dernières pour les stations en milieu ouvert, cette analyse a uniquement été effectuée pour les stations en milieu forestier. L'ensemble des tests statistiques a été effectué à l'aide du programme JMP5.0.1 (SAS Institute, 2002).

Résultats

Espèces exotiques de la communauté

Avec 444 individus, l'importance relative des espèces exotiques de carabes est de 67,5%. Les deux espèces généralistes, *C. nemoralis* et *Pterostichus melanarius* (Illiger), représentent 53,6% de l'abondance tandis que les autres espèces exotiques ne forment que 13,9% du nombre totale de carabes. 30% de la richesse de l'ensemble des stations est constituée par les espèces exotiques suivantes : *Amara apricaria* (Paykull), *Amara aulica* (Panzer), *Amara bifrons* (Gyllenhal), *Clivina fossor* (L.), *C. nemoralis*, *Harpalus affinis* (Schrank), *Harpalus rufipes* (DeGeer), *Ophonus rufibarbis* (Fabricius) et *P. melanarius*.

Interactions entre espèces exotiques et natives

La richesse des espèces natives et des espèces exotiques ont une relation significativement positive ($R_s = 0,51$; $P = 0,003$) (Figure 1). Une forte relation abondance-richesse est retrouvée ($R_s = 0,90$; $P < 0,001$) pour l'ensemble des espèces ainsi que pour les espèces natives et les espèces exotiques spécifiquement ($P < \text{TFD}$) (Tableau 1). De plus, l'abondance des carabes exotiques et celle des carabes natifs présentent aussi une corrélation positive significatif ($R_s = 0,60$; $P < 0,001$). L'augmentation de l'abondance des carabes exotiques est corrélée avec la richesse

des espèces natives ($R_s = 0,64$; $P < 0,001$) et l'augmentation de l'abondance des carabes natifs est corrélée avec la richesse des espèces exotiques ($R_s = 0,57$; $P < 0,001$).

Habitats ouverts issus de perturbations anthropiques

Tel qu'illustré par la Figure 2a, la richesse en espèces exotiques des habitats ouverts (2,8 ind. \pm 1,2) n'est pas significativement supérieure ($P > 0,05$) à celle des habitats forestiers (1,8 ind. \pm 0,1). Il n'y a pas non plus de différence entre la richesse relative des espèces exotiques en milieu ouvert (48,4% \pm 14,1) avec celle en milieu forestier (47,6% \pm 3,1) ($P > 0,05$). Les habitats ouverts n'ont pas une abondance de carabes exotiques (18,2 ind. \pm 9,8) significativement supérieure ($P > 0,05$) à celle des habitats forestiers (10,1 ind. \pm 2,6) (Figure 2b). Leur abondance relative en milieu ouvert (61,0% \pm 18,1) n'est pas non plus différente de celle en milieu forestier (64,2% \pm 3,4) ($P > 0,05$). L'abondance de *C. nemoralis* des habitats ouverts (4,1 ind. \pm 1,6) ne montre pas de différence significative ($P > 0,05$) avec son abondance dans les habitats forestiers (7,9 ind. \pm 2,6) (Figure 3a). Par contre, l'abondance relative de *C. nemoralis* associée aux habitats ouverts (18,9% \pm 3,9) est significativement inférieure ($\chi^2 = 5$; $df = 1$; $P = 0,025$) à celle des habitats forestiers (49,5% \pm 2,3) (Figure 3b).

Caractéristiques des habitats forestiers

L'indice de valeur écologique des stations forestières ne présente aucune corrélation avec les variables mesurant le succès des espèces exotiques : l'abondance brute et l'abondance relative de *C. nemoralis* (Figure 4), l'abondance relative et la richesse relative des espèces exotiques ($P > 0,05$). La mesure de la représentativité des stations forestières ne présentent pas non plus de relation significative avec ces variables ($P > 0,05$) (Tableau 2). Les résultats de l'effet de la maturité des stations forestières sur le succès des espèces exotiques sont distincts en fonction de la mesure

utilisée. Le coefficient d'héliophilie, estimant le niveau de succession par l'importance des plantes de lumière, ne montrent aucune relation significative avec les espèces exotiques ($P > \text{TFD}$) (Tableau 2). L'âge, estimé par le DHP des arbres, montre des relations négatives significatives avec l'abondance de *C. nemoralis* ($R_s = -0,61$; $P = 0,004$) et son abondance relative ($R_s = -0,63$; $P = 0,003$) (Figures 5). Parmi les différentes variables des habitats utilisées pour quantifier la complexité de la structure végétale, uniquement le recouvrement de la strate arbustive influence l'espèce exotique dominante. Le recouvrement arbustif est négativement corrélé avec l'abondance de *C. nemoralis* ($R_s = -0,73$; $P < 0,001$) tandis que le recouvrement des herbacées, des feuilles au sol, ainsi que la richesse floristique ne montrent aucune relation significative ($P > \text{TFD}$) (Tableau 2).

Importance de C. nemoralis

L'augmentation de l'abondance de *C. nemoralis* est accompagnée par l'augmentation de son abondance relative ($R_s = 0,60$; $P < 0,001$). L'abondance de *C. nemoralis* montre une corrélation positivement significative avec l'abondance des carabes natifs ($R_s = 0,58$; $P < 0,001$) et la richesse des espèces natives ($R_s = 0,51$; $P = 0,004$). Par contre l'abondance relative de *C. nemoralis* montre une corrélation négativement significative avec l'indice de diversité de Simpson ($R_s = -0,47$; $P = 0,007$) (Figure 6).

Discussion

Résistance biotique des espèces natives

La relation négative entre la richesse des espèces natives et celles des espèces exotiques, prédite par l'hypothèse d'invincibilité-diversité d'Elton (1958), n'est pas retrouvée. Au contraire, l'augmentation de la richesse des espèces de carabes natifs

est positivement corrélée avec l'augmentation de celle des espèces exotiques (Figure 1). De plus, la relation positive entre l'abondance des carabes natifs avec celle des carabes exotiques démontre que l'augmentation de leurs abondances respectives s'effectue plus ou moins dans les mêmes stations. C'est-à-dire que, d'un point de vue d'abondance et de richesse, les stations les plus propices pour les carabes, le sont autant pour les espèces natives que pour les espèces exotiques. Les interactions biotiques, tel que la compétition, ne semblerait pas être un facteur prépondérant dans la détermination des effectifs et du nombre d'espèces des communautés de carabes du parc urbain du mont Royal. D'une part, la corrélation positive entre l'abondance des carabes exotiques et la richesse des espèces natives porte à croire qu'il y a une absence d'impact des espèces introduites sur la faune native de carabes. D'autre part, la corrélation positive entre l'abondance des carabes natifs et la richesse des carabes exotiques soutient l'idée que les espèces natives n'offrent pas de résistance biotique aux espèces exotiques introduites. Dans un contexte urbanisé, nos données empiriques des communautés de carabes ne valident pas l'hypothèse d'invincibilité-diversité d'Elton (1958). À l'opposé, la relation positive retrouvée porte à croire que les espèces natives et les espèces exotiques répondent aux mêmes facteurs écologiques. Les facteurs extrinsèques à cette relation, tels que proposés par plusieurs auteurs pour les communautés végétales (Levine et D'Antonio, 1999; Levine, 2000; Naeem *et al.*, 2000; Foster *et al.*, 2002; Kennedy *et al.*, 2002), seraient aussi importants pour comprendre le succès d'invasion des espèces exotiques de carabes en milieu urbain.

Sensibilité des habitats ouverts

Malgré les perturbations anthropiques qu'on connu les herbaçaies, c'est-à-dire la destruction des strates arbustives et arborescentes, les espèces exotiques de carabes n'y ont pas un plus grand succès d'invasion que dans les forêts. De plus, les espèces natives de carabes semblent bien adaptées et sont même spécifiquement associées à

ces biotopes (Chapitre I). L'effet des perturbations, proposé comme facteur explicatif de la sensibilité des habitats aux espèces exotiques (Mack et D'Antonio, 1998; Byers, 2002) ne semble donc pas validé pour les herbaçaies de la région urbaine de Montréal.

Dans une région adjacente à celle de notre étude, Barlow (1973) confirme que *C. nemoralis* est une espèce eurytopique avec une distribution hétérogène entre les habitats ouverts et forestiers du Parc de la Gatineau (Qc, Canada). Sur le mont Royal, l'espèce ne montre effectivement pas d'association avec un type d'habitat particulier (Chapitre I) et son abondance n'est pas différente entre les milieux ouverts et les milieux forestiers (Figure 3a). Néanmoins, l'abondance relative de *C. nemoralis* (environ 20%) est significativement plus faible dans habitats ouverts que dans les habitats forestiers (environ 50%) (Figure 3b). Soit les habitats ouverts présentent une plus forte résistance biotique face à cet envahisseur, soit que son habitat optimal doit avoir une certaine couverture arborescente créant des conditions abiotiques qui lui sont favorables. Cette observation corrobore l'étude de Wallin (1986) faite en Suède, démontrant expérimentalement avec des enclos circulaires placés sur la lisière de forêts et de champs, que *C. nemoralis* sélectionne préférentiellement les milieux forestiers. Donc, pour cette espèce originaire d'Europe, le choix du type d'habitat reste le même entre une région où l'espèce est native et une région où elle est envahissante.

Valeurs écologique et autres caractéristiques des habitats forestiers

Même si l'indice de valeur écologique des milieux forestiers est corrélé avec l'abondance des espèces natives de carabes (Chapitre I), les variables issues des espèces exotiques de carabes ne montrent aucune relation avec cet indice écologique. L'association des critères de végétation utilisés pour le calcul de la valeur écologique (unicité, représentativité, degré de succession, richesse et rareté de la flore) ne semble

pas être en mesure de quantifier, à l'aide d'un indice unique, les éléments structuraux conférant aux écosystèmes une résistance à l'introduction de carabes exotiques.

Il est démontré que les forêts matures, c'est-à-dire au stade de succession avancé, ont une plus grande richesse de carabes (Liebherr et Mahar, 1979; Terrell-Nield, 1990; Niemelä *et al.*, 1996) ainsi qu'une plus grande abondance de carabes natifs (Chapitre I) que les forêts juvéniles. Avec une résistance biotique potentiellement plus importante, les biotopes forestiers matures devraient être moins perméables aux espèces exotiques de carabes. Néanmoins, le niveau de succession (exprimé par le coefficient d'héliophilie) n'est pas corrélé avec le succès des espèces exotiques de carabes. Par contre, l'âge des stations forestières (exprimé par le DHP moyen) montre une relation négative avec l'abondance totale et relative de *C. nemoralis*. La maturité des forêts urbaines du mont Royal semble être un facteur explicatif de leur résistance face à cette espèce dominante. Dans l'ouest canadien, *C. nemoralis* et d'autres espèces exotiques de carabes, ont envahi de nombreux habitats de succession intermédiaire tandis que les forêts climaciques de conifères sont très faiblement envahies (Spence et Spence, 1988). En Angleterre, où *C. nemoralis* est native, l'espèce fourrage plus dans les jeunes forêts que dans les plus âgées (Terrell-Nield, 1990). Par conséquent, l'effet de la maturité qui est observé, pourrait être uniquement dû à l'autoécologie de l'espèce et non un principe relatif à l'invincibilité des habitats. Cependant, les stations forestières les plus âgées qui démontrent donc un plus faible succès d'intrusion de *C. nemoralis* (Figure 5) démontrent aussi une plus grande diversité de carabes (Chapitre I). Ces possibles relations entre maturité, diversité et succès d'invasion au sein des habitats urbains, demandent donc d'autres investigations pour être validées, ou non, comme principe écologique.

Il est admis que la complexité de la structure végétale influence positivement la diversité des communautés de carabes (Liebherr et Mahar, 1979; Niemelä *et al.*, 1996; Larsen *et al.*, 2003). Toutefois cette relation complexité-diversité, qui devrait

être gage de résistance biotique des habitats, n'est pas retrouvée. La richesse floristique, le recouvrement des herbacées et des feuilles au sol ne semblent pas influencer le succès de *C. nemoralis*. Même si l'abondance de *C. nemoralis* est significativement plus faible dans les stations ayant un fort recouvrement arbustif, cette relation se retrouve aussi pour les espèces natives (Chapitre I). La complexité de la structure végétale ne semble donc pas influencer spécifiquement le succès des espèces exotiques de carabes (Tableau 2).

Impact de C. nemoralis

Comme le montre les corrélations positives entre l'abondance de *C. nemoralis* avec l'abondance des carabes exotiques et l'abondance des carabes natifs (Tableau 1), les stations les plus propices aux populations de carabes sont plus ou moins les mêmes pour celles de *C. nemoralis* et celles des autres espèces. Néanmoins, l'augmentation de l'abondance de *C. nemoralis* est accompagnée par l'augmentation de son abondance relative. Cela signifierait que l'augmentation de ces effectifs s'accompagne par une augmentation plus lente des effectifs des autres espèces. Autrement dit, une certaine pression (compétition par interférence ou par exploitation) pourrait être à l'œuvre entre cette espèce dominante et les autres espèces. D'un point de vue théorique, Shea et Chesson (2002) stipulent que d'une part, la disponibilité des niches écologiques détermine l'habilité d'invasion des espèces exotiques, et d'autre part, la disponibilité des niches est affectée par l'impact de l'envahisseur sur les communautés locales. Nos données ne permettent pas d'évaluer la disponibilité des niches mais elles montrent une absence d'impact significatif de *C. nemoralis* sur les espèces natives de carabes (l'abondance de *C. nemoralis* est même positivement corrélée avec la richesse des espèces natives). Néanmoins, l'abondance relative de *C. nemoralis* est négativement corrélée avec la diversité des communautés de carabes (indice de Simpson) (Figure 6). Cette corrélation pourrait signifier que *C. nemoralis* a un impact sur la diversité ou alors que la diversité offre une forte

résistance biotique face au succès de cet envahisseur. Cette espèce dominante semblerait tout du moins influencer la composition et la structure des communautés de carabes du mont Royal. Toutefois, la compétition n'a pas été clairement démontrée comme facteur organisationnel des communautés de carabes (Lövei et Sunderland, 1996) et dans le cas d'une autre espèce envahissante de carabe, *P. melanarius*, il n'y a pas d'effets négatifs évidents sur les espèces natives de carabes (Niemelä et Spence, 1991; Niemelä *et al.*, 1997).

Conclusion

Les facteurs extrinsèques à la relation entre les espèces natives et les espèces exotiques, sont confondants parce qu'ils influencent aux mêmes titre les espèces natives et les espèces exotiques (Levine et D'Antonio, 1999; Wiser *et al.*, 1998; Bruno *et al.*, 2003). Cependant, la maturité des forêts urbaines du mont Royal favorise une forte abondance de carabes natifs (Chapitre I) et semble inhiber en même temps le succès d'invasion de *C. nemoralis*. L'étude des invasions biologiques et celle de la succession écologique étant historiquement dissociées en écologie (Davis *et al.*, 2001), il existe encore un manque de prédictions claires quant à la relation entre la maturité des communautés et le succès des espèces envahissantes (Shea et Chesson 2002). L'effet des caractéristiques des habitats urbains, sur le succès des espèces envahissantes, reste encore à approfondir parce qu'une meilleure connaissance des facteurs favorisant la résistance des communautés peut fournir des techniques de gestion plus efficaces (Byers *et al.*, 2002).

Remerciements

Merci à Hugo Trottier, Isabelle Desjardins, Martin Vallade et Olivier Castonguay du Laboratoire de lutte biologique de l'Université du Québec à Montréal pour le travail d'assistance de terrain; à Hironnelle Varady-Szabo pour les commentaires sur le manuscrit; au Musée d'entomologie Lyman pour l'accès aux spécimens de référence; à Yves Bousquet (Collection Nationale du Canada) pour l'aide dans l'identification taxinomique; à Yoav Benjamini (Université de Tel Aviv) pour les conseils en statistiques; et au Comité consultatif sur l'environnement (Université de Montréal) pour l'aide financière et l'accès aux site d'étude.

Littérature citée

- Barlow C.A., 1973. Phenology and distribution of *Carabus nemoralis* (Müller) (Coleoptera: Carabidae) in Eastern Canada. *Le Naturaliste Canadien* 100: 361-369.
- Benjamini Y. et Y. Hochberg, 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B* 57(1): 289-300.
- Boivin P., J. Brisson et A. Bouchard, 2003. *Espaces naturels et semi-naturels du campus de l'Université de Montréal*. Institut de Recherche en Biologie Végétale, Montréal. 41p. + annexes.
- Bousquet Y., 1992. *Bembidion femoratum* Sturm and *Amara communis* (Panzer) (Coleoptera: Carabidae) new to North America. *Journal of the New York Entomological Society* 100(3): 503-509.
- Bruno J.F., J.J. Stachowicz et M.D. Bertness, 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-125.
- Byers J.E., 2002. Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos* 97(3): 449-458.
- Byers J.E., S. Reichard, J.M. Randall, I.M. Parker, C.S. Smith, W.M. Lonsdale, I.A.E. Atkinson, T.R. Seastedt, M. Williamson, E. Chornesky et D. Hayes, 2002. Directing research to reduce the impacts of nonindigenous species. *Conservation Biology* 16(3): 630-640.
- Case T.J. 1991. Invasion resistance, species build-up and community collapse in metapopulation models with interspecies competition. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 239-266.
- Cogliastro A., D. Lajeunesse, G. Domon et A. Bouchard, 1996. *Programme de gestion des écosystèmes des parcs-nature de la communauté urbaine de Montréal*. Rapport final présenté à la Division des parcs-nature, Communauté urbaine de Montréal. 136p.
- Davis M.A., K. Thompson et J.P. Grime, 2001. Charles S. Elton and the dissociation of invasion ecology from the rest of ecology. *Diversity and Distribution* 7: 97-102.

- Domon G., Y. Bergeron et P. Mousseau, 1986. La hiérarchisation des unités forestières et des bois en milieu urbain sur la base de leur valeur écologique. *Biological Conservation* 37: 157-177.
- Downie N.M. et R.H. Arnett JR., 1996. *The beetles of Northeastern North America*. The Sandhill Crane Press, AIP Gainesville, Florida. Volume 1. 880p.
- Elton C.S., 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London. 181p.
- Foster B.L., V.H. Smith, T.L. Dickson et T. Hildebrand, 2002. Invasibility and compositional stability in a grassland community: relationships to diversity and extrinsic factors. *Oikos* 99: 300-307.
- Garcia L.V., 2004. Escaping the Bonferroni iron claw in ecological studies. *Oikos* 105(3): 657-663.
- Hobbs R.J. et L.F. Huenneke, 1992. Disturbance, diversity, and invasion: Implications for conservation. *Conservation Biology* 6(3): 324-337.
- Kennedy T.A., S. Naeem, K.M. Howe, J.M.H. Knops, D. Tilman et P. Reich, 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417: 636.
- Knops J.M.H., D. Tilman, N.M. Haddad, S. Naeem, C.E. Mitchell, J. Haarstad, M.E. Ritchie, K.M. Howe, P.B. Reich, E. Siemann et J. Groth, 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters* 2: 286-293.
- Larochelle A., 1976. *Manuel d'identification des Carabidae du Québec*. Cordulia, Supplément 1. 127p.
- Larsen D. et D.W. Langor, 1982. The carabid beetles of insular Newfoundland (Coleoptera Carabidae Cicindelidae) – 30 years after Lindroth. *The Canadian Entomologist* 114: 591-597.
- Larsen K.J., T.T. Work et F.F. Purrington, 2003. Habitat use patterns by ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of northeastern Iowa. *Pedobiologia* 47: 288-299.
- Levine J.M. et C. D'Antonio, 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87: 15-26.
- Levine J.M., 2000. Species diversity and biological invasions: Relating local process to community pattern. *Science* 288: 852-854.

- Liebherr J. et J. Mahar, 1979. The carabid fauna of the upland oak forest in Michigan: survey and analysis. *The Coleoptera Bulletin* 33(2): 183-197.
- Lövei G.L. et K.D. Sunderland, 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Reviews of Entomology* 41: 231-256.
- Mack M.C. et C.M. D'Antonio, 1998. Impacts of biological invasion on disturbance regimes. *Trends in Ecology and Evolution* 13(5): 195-198.
- Massot M., J. Clobert, J. Lecomte et R. Barbault, 1994. Incumbent advantage in common lizards and their colonizing ability. *Journal of Animal Ecology* 63: 431-440.
- McIntyre N.E., 2000. Ecology of urban arthropods: a review and a call to action. *Ecology and Population Biology* 93(4): 825-835.
- Meiners S.J., M.L. Cadenasso et S.T.A. Pickett, 2004. Beyond biodiversity: individualistic controls of invasion in a self-assembled community. *Ecology Letters* 7: 121-126.
- Naeem S., J.M.H. Knops, D. Tilman, K.M. Howe, T. Kennedy et S. Gale, 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* 91: 97-108.
- Niemelä J., J.R. Spence et H. Cárçamo, 1997. Establishment and interactions of carabid populations: an experiment with native and introduced species. *Ecography* 20: 643-652.
- Niemelä J. et J.R. Spence, 1991. Distribution and abundance of an exotic ground-beetle (Carabidae): a test of community impact. *Oikos* 62(3): 351-359.
- Niemelä J., 1999. Ecology and urban planning. *Biodiversity and Conservation* 8: 119-131.
- Niemelä J., J.R. Spence et D.H. Spence, 1992. Habitat associations and seasonal activity of ground-beetles (Coleoptera: Carabidae) in central Alberta. *The Canadian Entomologist* 124: 521-540.
- Niemelä J., Y. Haila et P. Punttila, 1996. The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. *Ecography* 19: 352-368.

- Petren K. et T.J. Case, 1998. Habitat structure determines competition intensity and invasion success in gecko lizards. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 95: 11739-11744.
- Rebele F., 1994. Urban ecology and special features of urban ecosystems. *Global Ecology and Biogeography Letters* 4: 173-187.
- Reitz S.R. et J.T. Trumble, 2002. Competitive displacement among insects and arachnids. *Annual Review of Entomology* 47: 435-465.
- SAS Institute, 2002. JMP5.0.1 SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Shea K. et P. Chesson, 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17(4): 170-176.
- Simpson E.H., 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- Spence J.R. et H. Spence, 1988. Of ground-beetles and men: Introduced species and the synanthropic fauna of western Canada. *Memoir of the Entomological Society of Canada* 144: 151-168.
- Spence J.R. et J.K. Niemelä, 1994. Sampling carabid assemblages with pitfall traps: the madness and the method. *The Canadian Entomologist* 126: 881-894.
- Terrell-Nield C., 1990. Is it possible to age woodlands on the basis of their carabid beetle diversity? *The Entomologist* 109(3): 136-145.
- Tews J., U. Brose, V. Grimm, K. Tielbörger, M.C. Wichmann, M. Schwager et F. Jeltsch, 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79-92.
- Vitousek P.M., C.M. D'Antonio, L.L. Loope et R. Westbrooks, 1996. Biological invasion as global environmental changes. *American Scientist* 84: 468-478.
- Wallin, H. 1986. Habitat choice of some field-inhabiting carabid beetles (Coleoptera : Carabidae) studied by recapture of marked individuals. *Ecological Entomology* 11: 457-466.
- Wiser S.K., R.B. Allen, P.W. Clinton et K.H. Platt, 1998. Community structure and forest invasion by an exotic herb over 23 years. *Ecology* 79(6): 2071-2081.

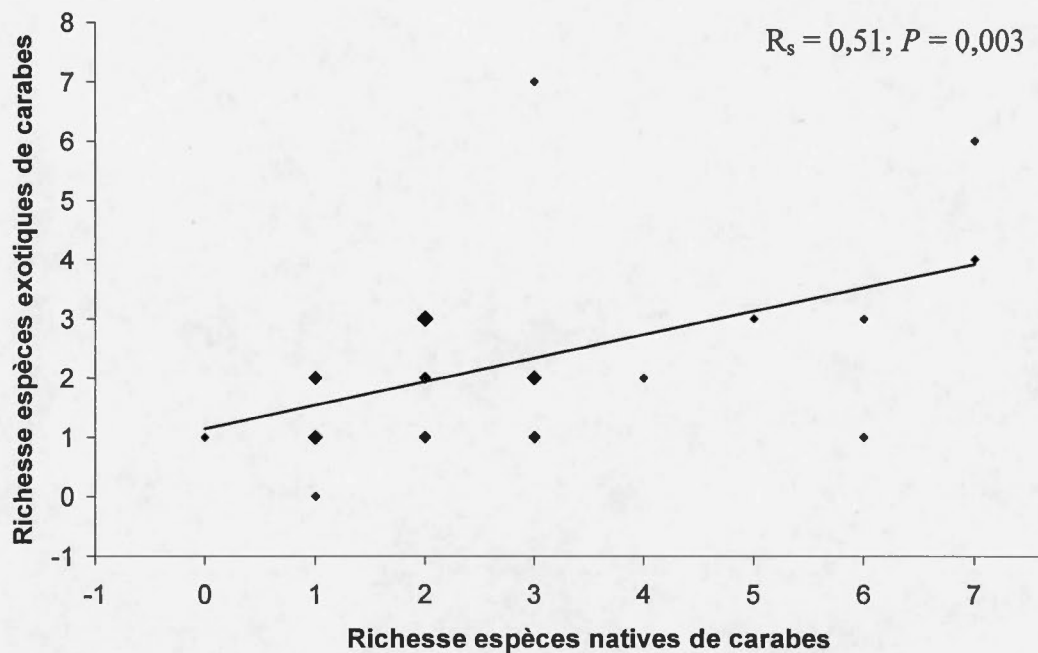


Figure 1. Corrélation de Spearman (R_s) entre la richesse des espèces et la richesse des espèces exotiques de carabes dans l'ensemble des stations ($n = 31$; $\alpha \leq \text{TFD}$).

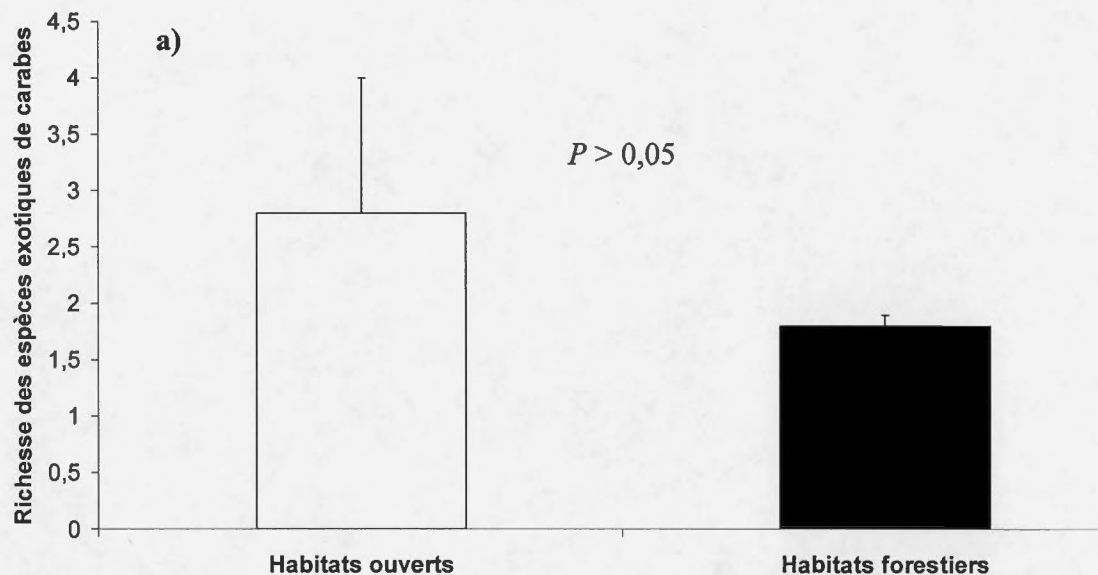


Figure 2a. Comparaison de la richesse moyenne des espèces exotiques de carabes entre les habitats ouverts et les habitats forestiers (Test de Wilcoxon/Kruskal-Wallis; $n = 8$; $\alpha \leq 0,05$).

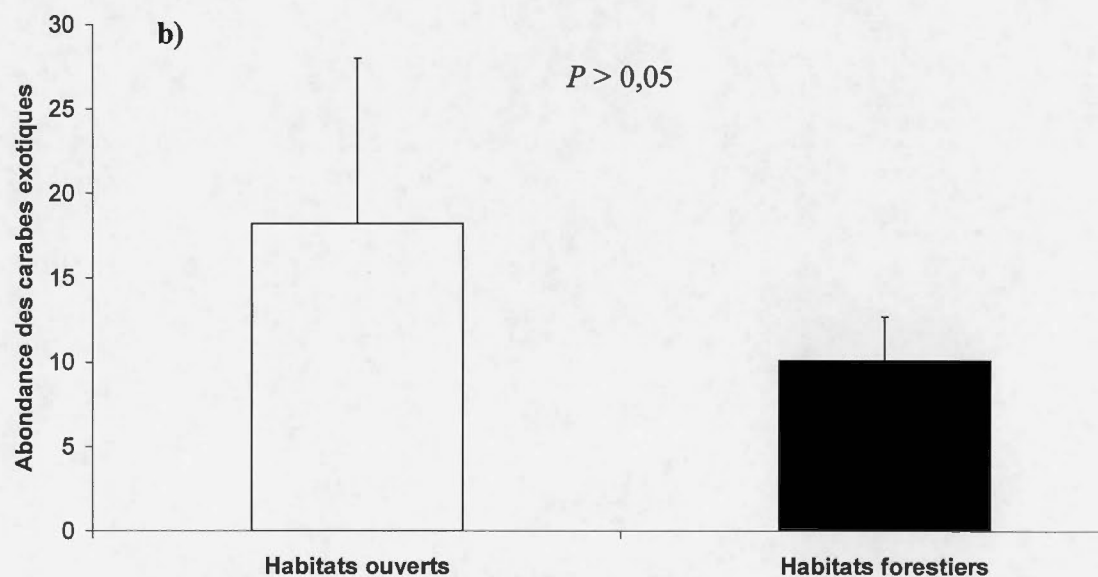


Figure 2b. Comparaison de l'abondance moyenne des espèces exotiques de carabes entre les habitats ouverts et les habitats forestiers (Test de Wilcoxon/Kruskal-Wallis; $n = 8$; $\alpha \leq 0,05$).

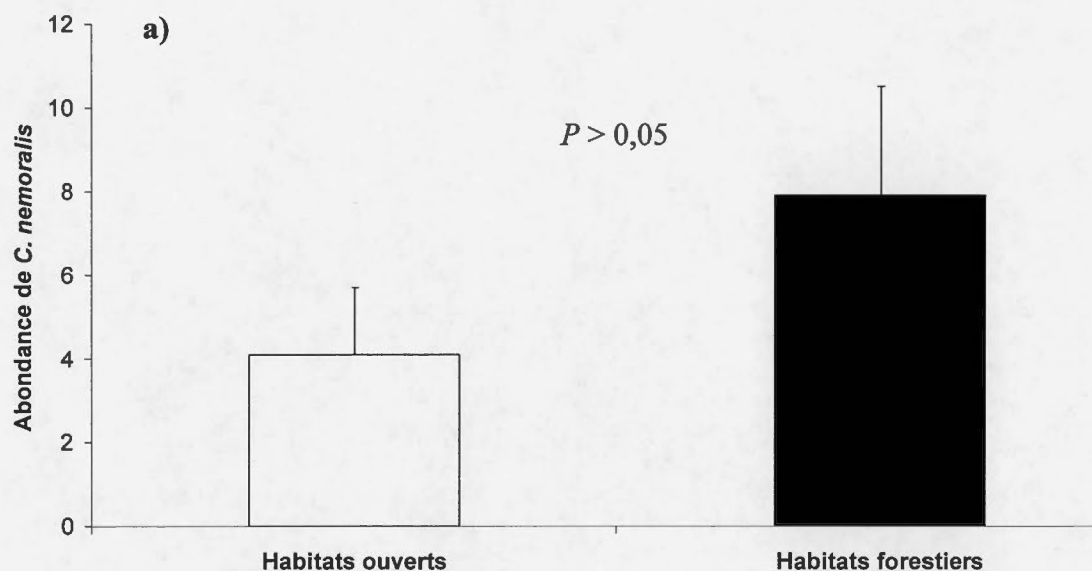


Figure 3a. Comparaison de l'abondance moyenne de *C. nemoralis* entre les habitats ouverts et les habitats forestiers (Test de Wilcoxon/Kruskal-Wallis; $n = 8$; $\alpha \leq 0,05$).

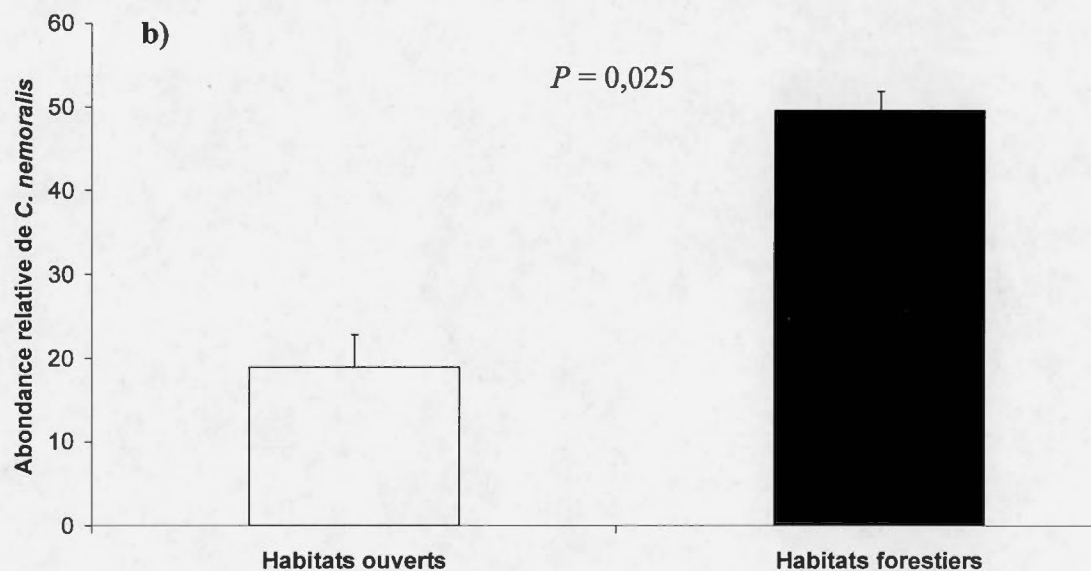


Figure 3b. Comparaison de l'abondance relative moyenne de *C. nemoralis* (%) entre les habitats ouverts et les habitats forestiers (Test de Wilcoxon/Kruskal-Wallis; $n = 8$; $\alpha \leq 0,05$).

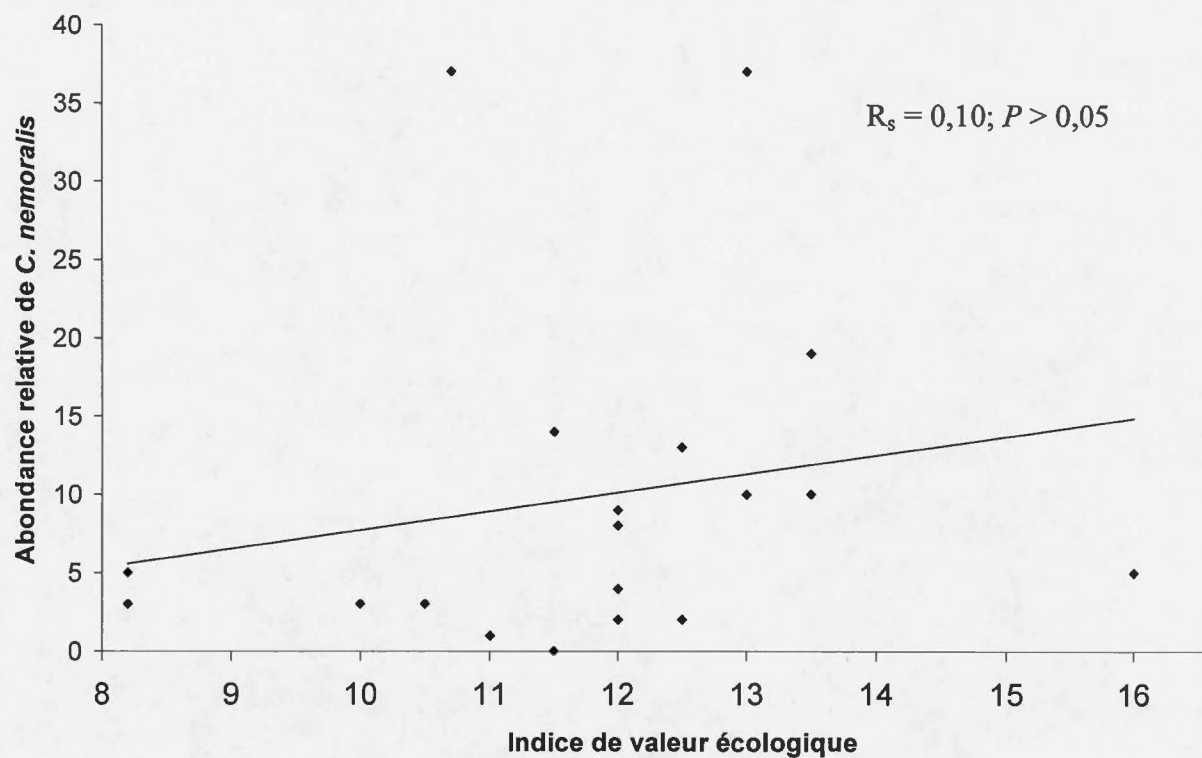


Figure 4. Corrélation de Spearman (R_s) entre l'indice de valeur écologique et l'abondance relative de *C. nemoralis* (%) dans les stations forestières ($n = 21$; $\alpha \leq \text{TFD}$).

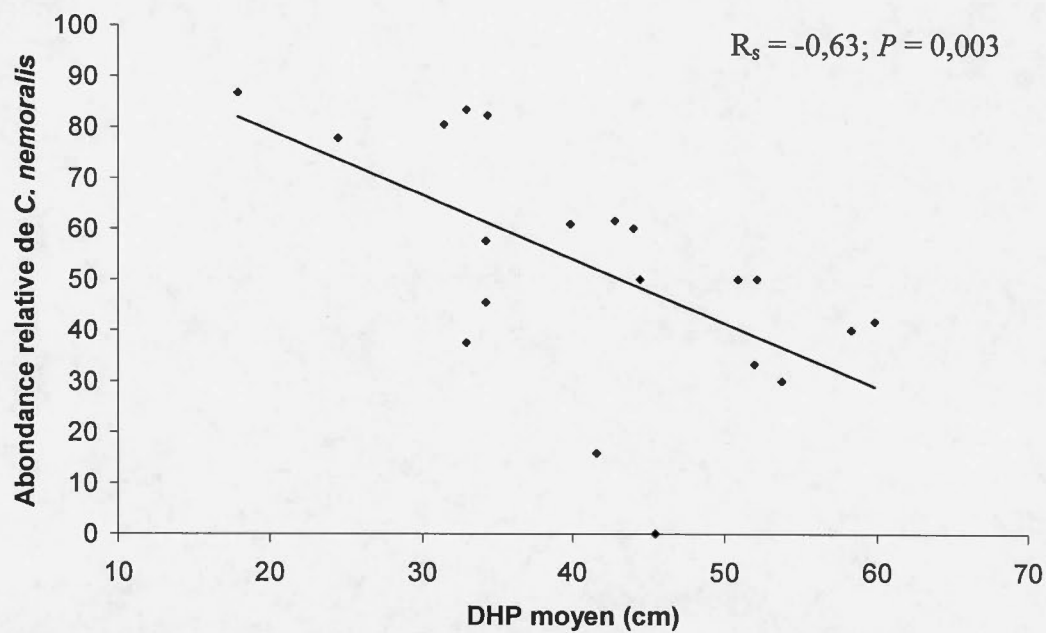


Figure 5. Corrélation de Spearman (R_s) entre le DHP moyen (cm) et l'abondance relative de *C. nemoralis* (%) dans les stations forestières ($n = 20$; $\alpha \leq \text{TFD}$).

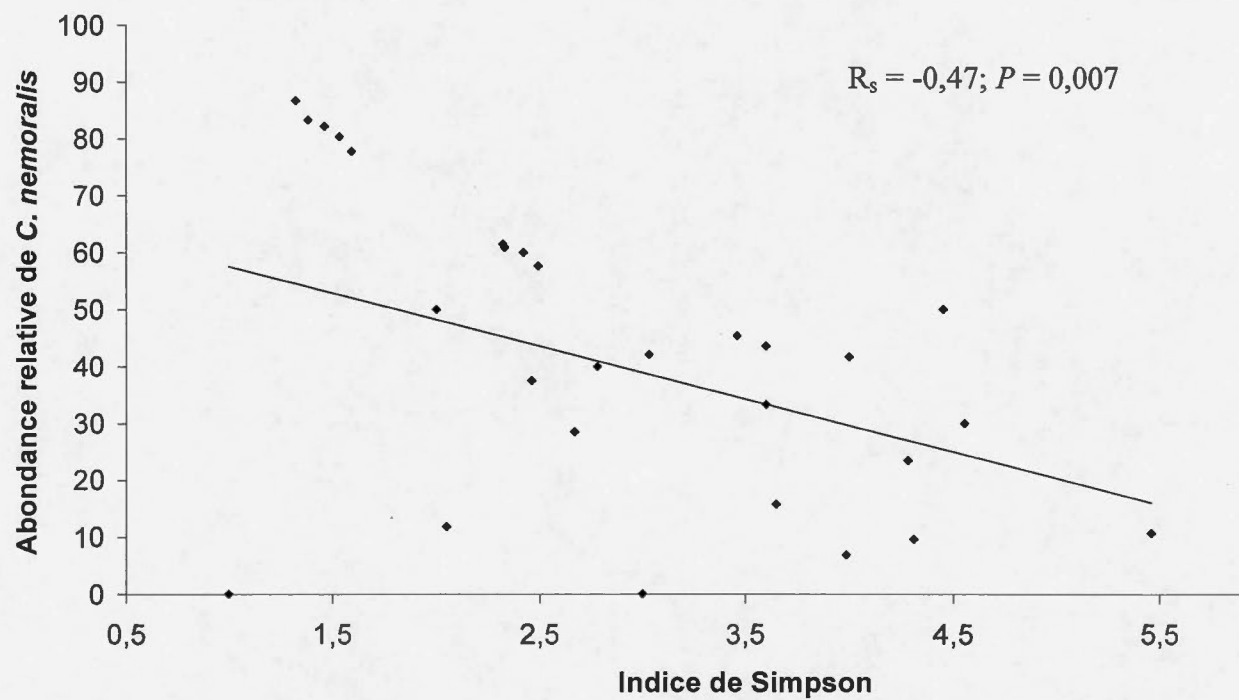


Figure 6. Corrélation de Spearman (R_s) entre l'indice de diversité de Simpson et l'abondance relative de *C. nemoralis* (%) dans les stations forestières ($n = 21$; $\alpha \leq \text{TFD}$).

Table 1. Corrélations de Spearman (R_s) entre toutes les variables entomologiques ($n = 31$; $\alpha \leq \text{TFD}$).

		Richesse		Abondance de <i>C. nemoralis</i>		Abondance des carabes exotiques		Richesse des carabes exotiques		Abondance des carabes natifs		Richesse des carabes natifs	
		brute	relative	brute	relative	brute	relative	brute	relative	brute	relative	brute	relative
Richesse		0,90*											
Abondance de <i>C. nemoralis</i>	brute	0,76*											
	relative	0,04	-0,13	0,60*									
Abondance des carabes exotiques	brute	0,96*		0,76*	0,07								
	relative	0,30	0,06	0,37*	0,22	0,52*							
Richesse des carabes exotiques	brute	0,58*		0,43*	-0,20	0,79*	0,31						
	relative	-0,04	-0,17	-0,11	-0,10	-0,07	0,47*	0,36*					
Abondance des carabes natifs	brute	0,77*		0,58*	-0,02	0,60*	-0,27	0,57*	-0,25				
Richesse des carabes natifs	brute	0,76*		0,91*	-0,08	0,64*	-0,15	0,51*	-0,52*	0,83*			
Indice de Simpson		0,36	0,63*	-0,04	-0,47*	0,23	-0,30	0,58*	0,09	0,54*			
													0,53*

*P < 0,05; les corrélations en gras passent le Taux de Fausse Découverte.

Tableau 2. Corrélations de Spearman (R_s) entre les variables issues des espèces exotiques et les variables environnementales des stations forestières ($n = 21$; $\alpha \leq$ TFD).

	Abondance de <i>C. nemoralis</i>		Abondance relative des carabes exotiques	Richesse relative des carabes exotiques
	totale	relative		
Valeur écologique	0,37	0,10	-0,18	-0,27
Représentativité	0,36	0,22	-0,20	-0,36
Coefficient d'héliophilie	-0,46*	-0,32	0,11	0,29
DHP moyen	-0,61*	-0,63*	-0,50*	0,35
Richesse floristique	-0,32	-0,47*	-0,14	0,24
Couvert arbustif	-0,73*	-0,35	-0,18	0,53*
Couvert herbacées	0,54*	0,03	0,12	-0,14
Recouvrement de la litière	0,30	0,22	0,20	0,18

* $P < 0,05$; les corrélations en gras passent le Taux de Fausse Découverte.

Appendice A. Variables entomologiques issues des carabes exotiques pour chaque station forestières et ouvertes (données de juillet et d'août additionnées), ainsi que les critères utilisés pour le calcul de l'indice de valeur écologique et le type d'habitat (ECH : Érablière à chênes; CR : Chênaie rouge; ECA : Érablière à caryer; CBO : Chênaie à bouleaux; PFR : Peupleraie à frênes; HB : Herbaçaie à Brome; HBA : Herbaçaie à Brome avec quelques arbres éparses; HM : Herbaçaie mixte).

Station	Abondance brute de <i>C. nemoralis</i>	Abondance relative des carabes exotiques	Richesse relative des carabes exotiques	Indice de Simpson	Type d'habitat	Valeur écologique	Représentativité	Coefficient d'héliophilie	Richesse floristique	DHP moyen	Couvert arbustif	Couvert herbacées	Recouvrement de la litière	
1	4	40	80	66,7	2,78	ECH	12	33,3	0,110	28	58,3	4	4	7
2	9	60	66,7	40	2,42	CR	12	25	0,060	33	44,0	4	5	5
3	14	60,9	73,9	60	2,33	CR	11,5	25	0,050	16	39,9	3	5	5,5
4	2	33,3	50	66,7	3,60	CR	12,5	25	0,098	32	52,0	4,5	4	6
7	5	41,7	50	40	4,00	CR	16	50	0,006	34	59,8	3,5	7	4
8	14	77,8	88,9	66,7	1,59	CR	11,5	25	0,227	38	24,5	4	6	6
10	3	50	50	50	2,00	ECA	10,5	38,5	0,162	43	50,9	4	5	1,5
11	3	30	60	60	4,55	ECA	10	23,1	0,152	37	53,7	5,5	4	3
13	2	50	50	50	2,00	ECA	12	33,1	0,071	30	52,1	4	4	5
14	1	50	50	50	2,00	ECH	11	33,1	0,072	29	44,5	5	3	3,5
15	8	61,5	69,2	50	2,32	ECH	12	33,1	0,031	28	42,8	5,5	4	5,5
19	10	45,4	59,1	40	3,46	CBO	13,5	50	0,077	38	34,2	3	6	5,5
19.1*	19	57,6	60,6	40	2,49	CBO	13,5	50	0,077	38	34,2	3	6	4,5
20	0	0	66,7	25	3,00	CR	11,5	25	0,240	37	45,5	4	4	4,5
21	3	15,8	94,7	60	3,65	PFR	8,2	18,2	0,351	39	41,6	4	6	1,5
24	3	37,5	37,5	33,3	2,46	PFR	8,2	18,2	0,367	28	32,9	4	4	4
24.1*	5	83,3	83,3	50	1,38	PFR	8,2	18,2	0,367	28	32,9	4	4	2
27	37	82,2	86,7	33,3	1,46	CR	10,7	25	0,006	26	34,4	2,5	7	4
28	37	80,4	84,8	33,3	1,53	CR	13	50	0,058	28	31,5	3	5	5
33	13	86,7	86,7	33,3	1,32	CR	12,5	50	0,087	20	17,9	3,5	2	6
34	10	43,5	43,5	14,3	3,60	CR	13	50	0,015	28	-	3	6	4,5
30	2	50	50	33,3	4,45	HBA	-	-	-	-	-	-	-	-
30a	2	28,6	42,9	40	2,67	HBA	-	-	-	-	-	-	-	-
30b	0	0	0	0	1,00	HBA	-	-	-	-	-	-	-	-
32	0	0	100	100	1,00	HB	-	-	-	-	-	-	-	-
32a	4	11,8	91,2	60	2,05	HB	-	-	-	-	-	-	-	-
32b	8	42,1	89,5	60	3,03	HB	-	-	-	-	-	-	-	-
35a	5	9,6	71,1	70	4,31	HM	-	-	-	-	-	-	-	-
35b	4	6,9	36,2	36,4	3,99	HM	-	-	-	-	-	-	-	-
35c	11	10,7	59,2	46,1	5,46	HM	-	-	-	-	-	-	-	-
35d	8	23,5	67,6	37,5	4,28	HM	-	-	-	-	-	-	-	-

*Station jumelle de la précédente; a, b, c, d : stations supplémentaires à Boivin *et al.* (2003).

CONCLUSION

2.1 Habitats urbains et conservation de la biodiversité

2.1.1 Importance des habitats ouverts

En milieu urbain, plusieurs études se penchent sur les insectes des habitats ouverts (Eversham *et al.*, 1996; Clark et Samways, 1997; Suarez *et al.*, 1998; Eyre *et al.*, 2003; Small *et al.*, 2003) mais aucune ne compare la diversité entre habitats ouverts et habitats forestiers. Bien qu'ayant de faibles valeurs écologiques (Domon *et al.*, 1986; Cogliastro *et al.*, 1996; Boivin *et al.*, 2003), notre étude démontre que les herbaçales en milieu urbain supportent une forte richesse de carabes et des espèces natives spécifiquement associées qui ne sont pas retrouvées dans les forêts urbaines. Alors, dans une perspective de gestion de la biodiversité urbaine du parc de conservation du mont Royal, doit-on mettre en place des mesures particulières pour assurer la préservation de ces habitats temporaires? Il pourrait être envisagé de couper les jeunes arbustes et les jeunes arbres, ou alors de faucher entièrement la végétation à intervalle de temps régulier. De telles mesures permettraient de conserver ces habitats et la faune entomologique qu'ils renferment, ainsi que de maintenir une forte mosaïque des habitats source de diversité dans les paysages urbains (Niemelä, 1999).

En général, les habitats ouverts sont très divers dans les écosystèmes urbains : terrains abandonnés, vieilles carrières, emprises ferroviaires et électriques, divers talus de bord de chemin, etc. Cette multitude de formes et d'historiques des milieux ouverts dans les paysages urbains nous amène à se questionner sur la manière de les prendre en compte lors de l'élaboration de méthodes d'évaluation. Dans le contexte de Montréal, faut-il rechercher une manière d'intégrer les habitats ouverts à la méthode de la *Valeur écologique* (en modifiant ou rajoutant des critères), ou alors, faut-il créer

un nouveau système de classification distinct de celui des habitats forestiers (avec de nouveaux critères)?

2.1.2 *Prise en compte de critères entomologiques*

Nous avons démontré que la méthode de *Valeur écologique* a une portée limitée pour représenter la diversité des communautés d'insectes. En complément de la végétation, des critères entomologiques doivent être inclus dans les méthodes de classification des habitats (Refseth, 1980; Eyre et Rushton, 1989; Blake *et al.*, 2003). D'après Oliver *et al.* (1998), l'inclusion des invertébrés dans les suivis de biodiversité permettrait d'obtenir un portrait de la diversité plus représentatif que celui issu des suivis classiques de plantes et de vertébrés. Leur prise en compte dans l'évaluation de la biodiversité peut notamment permettre une baisse considérable des coûts (Oliver *et al.*, 1998). Cependant, il reste délicat de considérer la diversité de l'entomofaune dans la classification et l'évaluation écologique des habitats urbains. Plusieurs questions se posent. Quel groupe d'insecte est le plus approprié pour représenter la qualité et la diversité des habitats? Quelle technique d'échantillonnage est la plus efficace et la plus simple à utiliser? Comment identifier aisément et rapidement les espèces (voir Oliver et Beattie, 1993)? Quelle pondération attribuer aux critères entomologiques par rapport aux critères de végétation? Faut-il utiliser l'abondance et la richesse des insectes ou d'autres mesures entomologiques telles que la rareté et la représentativité des communautés (voir Eyre et Rushton, 1989)?

En plus de ces interrogations scientifiques, l'on peut aisément se questionner sur l'application de données entomologiques par les gestionnaires et les planificateurs du territoire urbain. À notre avis, les insectes ne sont pas considérés comme une partie intégrante de la biodiversité urbaine qu'il faut préserver, mais plutôt comme des espèces nuisibles qu'il faut contrôler. Au lieu de vouloir implanter les insectes comme critère de gestion des habitats urbains, il faudrait peut-être mieux élaborer des

recherches fondamentales permettant de déterminer les éléments à prendre en compte pour conserver la diversité des insectes et la biodiversité urbaine en générale. Concrètement, des thématiques telles que, les corridors urbains de végétation, la gestion différenciée de la tonte des espaces verts ou la renaturalisation des parcs, permettraient de faire des ponts entre les recherches en écologie urbaine et la réalité des gestionnaires du territoire urbain.

2.2 Habitats urbains et invasions biologiques

2.2.1 Facteurs influençant le succès des carabes exotiques

L'absence de relation entre l'indice de valeur écologique des habitats urbains et les populations de carabes introduits, porte à croire qu'il est difficile de synthétiser, à l'aide d'un indice unique, l'ensemble des facteurs déterminant le succès d'invasion des espèces exotiques. Cependant, l'étude de la végétation permet de mieux comprendre les facteurs influençant le succès d'invasion des espèces animales dans les environnements urbains. Nos résultats démontrent notamment que l'altération des forêts urbaines en herbaçales ne favorise pas le succès des espèces exotiques de carabes. Par contre, lorsqu'on s'intéresse plus spécifiquement aux caractéristiques propres des forêts urbaines, il semble que des facteurs tels que la maturité des habitats limite le succès d'invasion des carabes exotiques. D'après Meiners *et al.* (2004), il n'y a pas de caractéristique unique contrôlant l'invincibilité des communautés. Les études soutiennent que d'une part, la richesse des espèces natives est négativement corrélée avec la richesse des espèces exotiques (Elton, 1958; Levine, 2000; Kennedy *et al.*, 2002; Shea et Chesson, 2002), et d'autre part, les facteurs extrinsèques de l'environnement influencent à la fois les espèces natives et les espèces exotiques (Levine, 2000; Naeem *et al.*, 2000; Foster *et al.*, 2002; Kennedy *et al.*, 2002; Shea et Chesson, 2002). Nos données, montrant une corrélation positive entre le nombre

d'espèces de carabes natifs et le nombre d'espèces de carabes exotiques, ne valide pas l'hypothèse de résistance biotique (Elton, 1958). Par contre, elles tendent à soutenir que le concept de maturité des communautés proposé par Shea et Chesson (2002) s'appliquerait aux succès d'invasion des carabes exotiques dans les forêts urbaines du mont Royal.

En plus des caractéristiques particulières des écosystèmes envahis, les caractéristiques écologiques propres aux espèces exotiques déterminent aussi leur succès d'invasion (Usher *et al.*, 1988; Heger et Trepl, 2003). Par exemple, la capacité de dispersion peut être vue comme un facteur important dans la dynamique d'invasion des espèces exotiques de carabes (Niemelä et Spence, 1991). Néanmoins, dans les habitats urbanisés de l'ouest canadien, l'expansion de *C. nemoralis*, dont tous les individus ont des ailes vestigiales, est plus importante que l'expansion d'autres espèces exotiques, qui elles, possèdent des ailes fonctionnelles (Spence et Spence, 1988). Ce paradoxe montre que saisir les mécanismes qui influencent, directement ou indirectement, le succès des insectes envahissants est un défi d'autant plus ardu, que les écosystèmes urbains sont très hétérogènes, et qu'on dispose de peu d'inventaires entomologiques dans ces environnements.

2.2.2 Impact et gestion des espèces envahissantes : le cas de *Carabus nemoralis*

D'après plusieurs auteurs, les espèces envahissantes ont un impact négatif sur la diversité des communautés natives en milieu urbain (Frankie et Ehler, 1978; Dreistadt *et al.*, 1990; Rebele, 1994; Suarez *et al.*, 1998; McIntyre, 2000; Connor *et al.*, 2002). Même si les introductions d'espèces exotiques augmentent la diversité à l'échelle locale, elles homogénéisent la diversité à l'échelle globale (Sax et Gaines, 2003; McKinney, 2006). Nos données relatives aux carabes en milieu urbain démontrent que sur une fine échelle (c.a.d. environ 10 ha), les espèces exotiques représentent 30% de la richesse totale de la communauté. Comme dans l'ensemble les espèces

natives de carabes ne semblent pas être affectées par les espèces exotiques de carabes, ces dernières contribuent positivement à l'augmentation de la richesse totale des communautés. Néanmoins, en terme d'abondance les carabes exotiques dominent les communautés avec près de 70% des individus. L'interaction négative entre l'abondance relative de *C. nemoralis* et la diversité des carabes porte à croire que l'introduction de cette espèce envahissante a un impact sur les communautés. L'effet d'exclusion des espèces natives par cette espèce envahissante mériterait d'être testé expérimentalement avec, par exemple, l'utilisation d'enclos et la manipulation des populations (voir Niemelä *et al.*, 1997). En plus des effets sur la richesse et la composition des communautés, les espèces envahissantes ont des effets sur la dynamique fonctionnelle des écosystèmes (Vitousek, 1990). À notre connaissance, il n'existe pas d'étude démontrant l'implication d'une espèce exotique de carabe sur le fonctionnement écologique des habitats. Espèce prédatrice, *C. nemoralis* pourrait modifier les réseaux trophiques et avoir des répercussions indirectes sur d'autres processus écologiques. Néanmoins, de telles investigations devraient être planifiées sur de longue échelle temporelle afin de nous renseigner sur les changements induits par les espèces envahissantes qui peuvent prendre plusieurs décennies (Blossey, 1999).

Pour réduire l'impact des espèces envahissantes sur les espèces natives, les stratégies de conservation nécessitent des connaissances de base sur l'expansion, les effets écologiques et sur le contrôle des espèces exotiques (Byers *et al.*, 2002). Les ressources étant habituellement limitées, les gestionnaires et les scientifiques doivent prioriser et sélectionner les espèces aux impacts marqués qui nécessitent la mise en œuvre de mesures de contrôle (Byers *et al.*, 2002; Hulme, 2003). Lors du choix des espèces exotiques à contrôler, l'on peut supposer que des critères socio-économiques rentrent en prise de compte. Pour McIntyre (2000), l'étude des insectes englobe des composantes sociales, agronomiques et économiques relativement importantes pour les habitats altérés par l'homme. Néanmoins, quant est-il pour une espèce exotique

telle que *C. nemoralis*, qui a possiblement un impact négatif sur la biodiversité locale, mais qui n'a vraisemblablement pas d'impact négatif sur les activités humaines? Au contraire, *C. nemoralis* prédateur efficace de chenilles nuisibles, a la réputation d'être très utile comme auxiliaire en lutte biologique. De plus, il semble impossible d'éradiquer cette espèce exotique qui, introduite depuis plus de 130 ans au Canada, fait désormais parti de l'entomofaune urbaine de nombreuses villes.

2.3 Réserve de nature urbaine et invasions biologiques

Les îlots urbains de végétation représentent des refuges importants pour de nombreuses espèces (Gilbert, 1989; Hulme, 2003; Watts et Larivière, 2004). Cette biodiversité urbaine fait face à trois enjeux majeurs : limiter l'impact des villes sur les écosystèmes adjacents (étalement urbain), maximiser la préservation de la diversité au sein des villes, et contrôler les espèces nuisibles par la gestion et l'aménagement des habitats (Savard *et al.*, 2000). Un exemple d'importance dans l'aménagement des paysages urbains est la création de corridors urbains de végétation. Même s'ils facilitent le maintien des métapopulations en augmentant la connectivité entre les îlots de végétation urbaine (Niemelä, 1999), ils facilitent aussi la dispersion et l'invasion d'espèces envahissantes (Hulme, 2003). Cette question des corridors en milieu urbain, illustre le besoin d'une plus grande correspondance entre les mesures pratiques de conservation et les recherches en biologie de la conservation (Byers *et al.*, 2002).

La connaissance des facteurs fortifiant la résistance des communautés peut aider à sélectionner les réserves les moins sensibles aux invasions biologiques et à déterminer les plans d'aménagement les plus propices à limiter leurs impacts (Byers *et al.*, 2002). D'après Usher (1988), un habitat sans espèce introduite devrait avoir une plus grande valeur qu'un habitat avec des espèces introduites ou envahissantes ;

et la valeur donnée à un habitat avec des espèces envahissantes, devrait être inversement proportionnelle à la difficulté de les contrôler. Ce critère de « nativité » des communautés (Usher, 1988) pourrait apporter un éclairage sur la sélection et l'évaluation des habitats au sein des réserves de nature urbaines. En ce qui concerne la *Valeur écologique*, la méthode traduit une certaine relation avec les espèces natives de carabes en milieu forestier, mais elle n'englobe pas l'ensemble de la diversité et ne montre pas de lien avec le succès des espèces exotiques. D'un point de vue entomologique, la *Valeur écologique* ne fonctionne donc pas comme approche de sélection des réserves de nature urbaine les plus diverses et les plus résistantes aux invasions biologiques. Toutefois, cet outil d'évaluation écologique basé sur la flore offre une bonne base de connaissances des écosystèmes de la ville de Montréal, alors que tout reste à faire pour « débroussailler le terrain » de l'entomologie urbaine.

« La métaphore de la ville verte, assimilable à un écosystème, nourrit les espoirs de qualité de vie, de bien-être et surtout de réconciliation avec la nature ».

Sénécal et Saint-Laurent, 1999

LISTE DES RÉFÉRENCES

- Alaruikka D., D.J. Kotze, K. Matveinen et J. Niemelä, 2002. Carabid beetle and spider assemblages along a forested urban-rural gradient in southern Finland. *Journal of Insect Conservation* 6: 195-206.
- Anderson A. N., 1997. Using ants as bioindicators: multiscale issues in ants community ecology. *Conservation Ecology* [online] 1(1): 8-23.
- Andreasen J.K., R.V. O'Neill, R. Noss et N.C. Slosser, 2001. Considerations for the development of a terrestrial index of ecological integrity. *Ecological Indicators* 1: 21-35.
- Assmann T., 1999. The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (Coleoptera: Carabidae). *Biodiversity and Conservation* 8: 1499-1517.
- Barlow, 1973. Phenology and distribution of *Carabus nemoralis* (Muller) (Coleoptera: Carabidae) in Eastern Canada. *Le Naturaliste Canadien* 100: 361-369.
- Bedford S.E. et M.B. Usher., 1994. Distribution of arthropod species across the margins of farm woodlands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 48: 295-305.
- Benjamini Y. et Y. Hochberg, 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B* 57(1): 289-300.
- Blair R.B., 1999 Birds and butterflies along an urban gradient: surrogate taxa for assessing biodiversity? *Ecological Application* 9: 164-170.
- Blake S., D.I. McCracken, M.D. Eyre, A. Garside et G.N. Foster, 2003. The relationship between the classification of Scottish ground beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) and the National Vegetation Classification of British plant communities. *Ecography* 26: 602-616.
- Blossey B., 1999. Before, during and after: the need for long-term monitoring in invasive plant species management. *Biological Invasions* 1: 301-311.

- Boivin P., J. Brisson et A. Bouchard, 2003. *Espaces naturels et semi-naturels du campus de l'Université de Montréal*. Institut de Recherche en Biologie Végétale, Montréal. 41p. + annexes.
- Boivin P., J. Brisson et A. Bouchard, 2005. Les espaces boisés du flanc nord-ouest du mont Royal: une richesse à découvrir sur le campus de l'Université de Montréal. *Le Naturaliste Canadien* 129(1): 14-25.
- Bourdages J.L., C. Gauvin, M. Robert, G. Domon, A. Bouchard et P. Drapeau, 1988. Études des ressources et des potentiels du parc régional du Cap St-Jacques. Rapport final préparé pour la Communauté urbaine de Montréal. Centre de recherches écologiques de Montréal, Université de Montréal. 227 p. et annexes.
- Bousquet Y., 1992. *Bembidion femoratum* Sturm and *Amara communis* (Panzer) (Coleoptera: Carabidae) new to North America. *Journal of the New York Entomological Society* 100(3): 503-509.
- Brose U., 2003. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia* 135: 407-413.
- Brown Jr. K.B. et A.V.L. Freitas, 2002. Butterfly communities of urban forest fragments in Campinas, Sao Paulo, Brazil: structure, instability, environmental correlates, and conservation. *Journal of Insects Conservation* 6: 217-231.
- Bruno J.F., J.J. Stachowicz et M.D. Bertness, 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-125.
- Buddle C.M., J. Beguin, E. Bolduc, A. Mercado, T.E. Sackett, R.D. Selby, H. Varady-Szabo et R.M. Zeran, 2005. The importance and use of taxon sampling curves for comparative biodiversity research with forest arthropod assemblages. *The Canadian Entomologist* 137: 120-127.
- Burke D. et H. Goulet, 1998. Landscape and area effects on beetle assemblages in Ontario. *Ecography* 21: 472-479.
- Buse A., 1988. Habitat selection and grouping of beetles (Coleoptera). *Holarctic Ecology* 11: 241-247.
- Butterfield J., 1997. Carabid community succession during the forestry cycle in conifer plantations. *Ecography* 20: 614-625.

- Butterfield J., M.L. Luff, M. Baines et M.D. Eyre, 1995. Carabid beetle communities as indicators of conservation potential in upland forests. *Forest Ecology and Management* 79: 63-77.
- Byers J.E., 2002. Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos* 97(3): 449-458.
- Byers J.E., S. Reichard, J.M. Randall, I.M. Parker, C.S. Smith, W.M. Lonsdale, I.A.E. Atkinson, T.R. Seastedt, M. Williamson, E. Chornesky et D. Hayes, 2002. Directing research to reduce the impacts of nonindigenous species. *Conservation Biology* 16(3): 630-640.
- Case T.J. 1991. Invasion resistance, species build-up and community collapse in metapopulation models with interspecies competition. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 239-266.
- Clark T.E. et M.J. Samways, 1997. Sampling arthropod diversity for urban ecological landscaping in a species-rich southern hemisphere botanic garden. *Journal of Insect Conservation* 1: 221-234.
- Clergeau P. J. Jokimäki et J-P.L. Savard, 2001. Are urban bird communities influenced by the bird diversity of adjacent landscapes? *Journal of Applied Ecology* 38: 1122-1134.
- Cogliastro A., D. Lajeunesse, G. Domon et A. Bouchard, 1996. *Programme de gestion des écosystèmes des parcs-nature de la communauté urbaine de Montréal*. Rapport final présenté à la Division des parcs-nature, Communauté urbaine de Montréal. 136p.
- Commission biologique du Canada, 1988. *Les insectes du Canada*. Synopsis préparé à l'intention des délégués au XVIIe Congrès international d'entomologie Vancouver, 1988 12p.
- Connor E.F., J. Hafernik, J. Levy, V.L. Moore et J.K. Rickman, 2002. Insect conservation in an urban biodiversity hotspot: The San Francisco Bay area. *Journal of Insect Conservation* 6: 247-259.
- Cornelis J. et M. Hermy, 2004. Biodiversity relationships in urban and suburban parks in Flanders. *Landscape and Urban Planning* 69: 385-401.
- Cranston P. S., 1990. Biomonitoring and invertebrate taxonomy. *Environmental Monitoring and Assessment* 14: 265-273.

- Dale V.H. et S.C. Beyeler, 2001. Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators* 1: 3-10.
- Davis A.M. et T.F. Glick, 1978. Urban ecosystems and island biogeography. *Environmental Conservation* 5: 299-309.
- Davis M.A., K. Thompson et J.P. Grime, 2001. Charles S. Elton and the dissociation of invasion ecology from the rest of ecology. *Diversity and Distribution* 7: 97-102.
- Denys C. et H. Schmidt, 1998. Insects communities on experimental mugwort (*Artemisia vulgaris* L) plots along an urban gradient. *Oecologia* 113: 269-277.
- Didham R.K., J. Ghazoul, N.E. Stork et A.J. Davis, 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 255-260.
- Domon G. et A. Bouchard, 1981. La végétation et l'aménagement du parc régional du Bois-de-Saraguay. Jardin botanique de la Ville de Montréal. 96 pages.
- Domon G., Y. Bergeron et P. Mousseau, 1986. La hiérarchisation des unités forestières et des bois en milieu urbain sur la base de leur valeur écologique. *Biological Conservation* 37: 157-177.
- Douglas I., 1992. The case for urban ecology. *Urban Nature Magazine* 1: 15-17.
- Downie N.M. et R.H. Arnett JR., 1996. *The beetles of Northeastern North America*. The Sandhill Crane Press, AIP Gainesville, Florida. Volume 1. 880p.
- Dreistadt S.H., D.L. Dahlsten et G.W. Frankie, 1990. Urban forests and insects ecology. *BioScience* 40 (3): 193-198.
- du Bus de Warnaffe G. et F. Devillez, 2002. Quantifier la valeur écologique des milieux pour intégrer la conservation de la nature dans l'aménagement des forêts: une démarche multicritères. *Annals of Forest Science* 59: 369-387.
- Dufrêne M. et P. Legendre, 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67(3): 345-366.
- Dufrêne M., 1998. Program IndVal. Version 2.0. - Available at <http://mrw.wallonie.be/dgrne/silw/outils/indval/home.html>.

- Elton C.S., 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London. 181p.
- Epstein M.E. et H.M. Kulman, 1990. Habitat distribution and seasonal occurrence of carabid beetles in East-central Minnesota. *American Midland Naturalist* 123(2): 209-225.
- Eversham B.C., D.B. Roy et M.G. Telfer, 1996. Urban, industrial and other manmade sites as analogues of natural habitats for Carabidae. *Ann. Zool. Fennici* 33: 149-156.
- Eyre M.D. et S.P. Rushton, 1989. Quantification of conservation criteria using invertebrates. *Journal of Applied Ecology* 26: 159-171.
- Eyre M.D. et M.L. Luff, 2004. Ground beetle species (Coleoptera: Carabidae) associations with land cover variables in northern England and southern Scotland. *Ecography* 27: 417-426.
- Eyre M.D., M.L. Luff et J.C. Woodward, 2003. Beetles (Coleoptera) on brownfield sites in England: An important conservation resources? *Journal of Insect Conservation* 7: 223-231.
- Foster B.L., V.H. Smith, T.L. Dickson et T. Hildebrand, 2002. Invasibility and compositional stability in a grassland community: relationships to diversity and extrinsic factors. *Oikos* 99: 300-307.
- Frankie G.W. et L.E. Ehler, 1978. Ecology of insects in urban environments. *Annual Revue of Entomolgy* 23: 367-387.
- Garcia L.V., 2004. Escaping the Bonferroni iron claw in ecological studies. *Oikos* 105(3): 657-663.
- Gilbert O.L., 1989. *The Ecology of Urban Habitats*. Chapman et Hall, New-York, 360p.
- Gotelli N.J. et R.K. Colwell, 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.
- Gotelli, N.J. et G.L. Entsminger, 2001. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.

- Grandchamp A-C., J. Niemelä et J. Kotze, 2000. The effects of trampling on assemblages of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in urban forests in Helsinki, Finland. *Urban Ecosystems* 4: 321-332.
- Heger, T. et L. Trepl, 2003. Predicting biological invasions. *Biological Invasions* 5: 313-321.
- Heliölä J., M. Koivula et J. Niemelä, 2001. Distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) across a boreal forest-clearcut ecotone. *Conservation Biology* 15(2): 370-377.
- Hulme, 2003. Biological invasions: winning the science battles but losing the conservation war? *Oryx* 37(2): 178-193.
- Hengeveld R., 1980. Polyphagy, oligophagy and food specialization in ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Netherlands Journal of Zoology*. 15: 564-584.
- Hermý M. et J. Cornelis, 2000. Towards a monitoring method and a number of multifaced and hierarchical biodiversity indicators for urban and suburban parks. *Lanscapes and Urban Planning* 49: 149-162.
- Hobbs R.J. et L.F. Huenneke, 1992. Disturbance, diversity, and invasion: Implications for conservation. *Conservation Biology* 6(3): 324-337.
- Holloway J. D. et N. E. Stork, 1991. *The dimensions of Biodiversity: the use of invertebrates as indicators of human impact*. D. L. Hawksworth Edition, The biodiversity of microorganisms and invertebrates: Its role in sustainable agriculture. CAB International p. 37-61.
- Hughes J.B., C.D. Gretchen et P.R. Ehrlich, 2000. Conservation of insect diversity: a habitat approach. *Conservation Biology* 14(6): 1788-1797.
- Kennedy T.A., S. Naeem, K.M. Howe, J.M.H. Knops, D. Tilman et P. Reich, 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417: 636.
- Kim K.C., 1993. Biodiversity, conservation and inventory: why insects matter. *Biodiversity and Conservation* 2: 191-214.
- Knops J.M.H., D. Tilman, N.M. Haddad, S. Naeem, C.E. Mitchell, J. Haarstad, M.E. Ritchie, K.M. Howe, P.B. Reich, E. Siemann et J. Groth, 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters* 2: 286-293.

- Kozlov M.V., 1996 Patterns of insect distribution within a large city: microlepidoptera in St Peterburg, Russia. *Journal of Biogeography* 23: 95-103.
- Kremen C., 1992. Assessing the indicator properties of species assemblages for natural area monitoring. *Ecological Applications* 2(2): 203-217.
- Kremen C., R.K. Colwell, T.L. Erwin, D.D. Murphy, R.F. Noss et M.A. Sanjayan, 1993. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. *Conservation Biology* 4(4): 796-803.
- Labrecque J. et G. Lajoie, 2002. *Les plantes vasculaires menacées ou vulnérables du Québec. Ministère de l'Environnement. Direction du patrimoine écologique et du développement durable. 53p. + annexe.*
- Larochelle A. et M-C. Larivière, 2003. *A natural history of the ground-beetles (Coleoptera: Carabidae) of America north of Mexico.* Pensoft. Sofia-Moscow. Series Faunistica n.27. 583p.
- Larochelle A., 1976. *Manuel d'identification des Carabidae du Québec.* Cordulia, Supplément 1. 127p.
- Larsen D. et D.W. Langor, 1982. The carabid beetles of insular Newfoundland (Coleoptera Carabidae Cicindelidae) – 30 years after Lindroth. *The Canadian Entomologist* 114: 591-597.
- Larsen K.J., T.T. Work et F.F. Purrington, 2003. Habitat use patterns by ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of northeastern Iowa. *Pedobiologia* 47: 288-299.
- Lawton J.H., D.E. Bignell, B. Bolton, G.F. Bloemers, P. Eggleton, P.M. Hammond, M. Hodda, R.D. Holt, T.B. Larsen, N.A. Mawdsley, N.E. Stork, D.S. Srivastava et A.D. Watt, 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature* 391(1): 72-76.
- Levesque C. et G-Y. Levesque, 1994. Abundance and seasonal activity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in a raspberry plantation and adjacent sites in southern Quebec (Canada). *Journal of Kansas Entomology Society* 67(1): 73-101.
- Levesque C., J. Dubé et J-G Pilon, 1976. Inventaire et étude biocénotique des coléoptères Carabidae de biotopes forestiers des Laurentides (Québec). *Le Naturaliste Canadien* 103: 569-582.
- Levine J.M. et C. D'Antonio, 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87: 15-26.

- Levine J.M., 2000. Species diversity and biological invasions: Relating local process to community pattern. *Science* 288: 852-854.
- Liebherr J. et J. Mahar, 1979. The carabid fauna of the upland oak forest in Michigan: survey and analysis. *The Coleoptera Bulletin* 33(2): 183- 197.
- Lövei G.L. et K.D. Sunderland, 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Reviews of Entomology* 41: 231-256.
- Mack M.C. et C.M. D'Antonio, 1998. Impacts of biological invasion on disturbance regimes. *Trends in Ecology and Evolution* 13(5): 195-198.
- Magura T., B. Tothmeresz et T. Molnar, 2001. Forest edge and diversity: carabids along forest-grassland transects. *Biodiversity and Conservation* 10: 287-300.
- Margules C. et M.B. Usher, 1981. Criteria used in assessing wildlife conservation potential: a review. *Biological Conservation* 21:79-109.
- Massot M., J. Clobert, J. Lecomte et R. Barbault, 1994. Incumbent advantage in common lizards and their colonizing ability. *Journal of Animal Ecology* 63: 431-440.
- McDonnell M.J., S.T.A. Pickett, P. Groffman, P. Bohlen, R.V. Pouyat et W.C. Zipperer, 1997. Ecosystem processes along an urban to rural gradient. *Urban Ecosystems* 1: 21-36.
- McGeoch M.A. et S.L. Chown, 1997. Impact of urbanization on a gall-inhabiting Lepidoptera assemblage: the importance of reserves in urban areas. *Biodiversity and Conservation* 6: 979-993.
- McGeoch, M.A., 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews* 73: 181-201.
- McIntyre N.E., 2000. Ecology of urban arthropods: a review and a call to action. *Ecology and Population Biology* 93 (4): 825-835.
- McIntyre N.E., J. Rango, W.F. Fagan et S.H. Faeth, 2001. Ground arthropod community structure in a heterogeneous urban environment. *Landscape and Urban Planning* 52: 257-274.
- McKinney M.L., 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127(3): 247-260.

- Meiners S.J., M.L. Cadenasso et S.T.A. Pickett, 2004. Beyond biodiversity: individualistic controls of invasion in a self-assembled community. *Ecology Letters* 7: 121-126.
- Murdoch W.W., F.C. Evans et C.H. Peterson, 1972. Diversity and pattern in plants and insects. *Ecology* 53(3): 819-829.
- Naeem S., J.M.H. Knops, D. Tilman, K.M. Howe, T. Kennedy et S. Gale, 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* 91: 97-108.
- News T.R. et D.P.A. Sands, 2002. Conservation concerns for butterflies in urban areas of Australia. *Journal of Insect Conservation* 6: 207-215.
- Niemelä J. and E. Halme, 1992. Habitat associations of carabid beetles in fields and forest on the Åland Islands, SW Finland. *Ecography* 15: 3-11.
- Niemelä J. et J.R. Spence, 1994. Distribution of forest dwelling carabids (Coleoptera): spatial scale and the concept of communities. *Ecography* 17: 166-175.
- Niemelä J. et J.R. Spence, 1991. Distribution and abundance of an exotic ground-beetle (Carabidae): a test of community impact. *Oikos* 62(3): 351-359.
- Niemelä J. et J.R. Spence, 1994. Distribution of forest dwelling carabids (Coleoptera): spatial scale and the concept of communities. *Ecography* 17: 166-175.
- Niemelä J., 1999. Ecology and urban planning. *Biodiversity and Conservation* 8: 119-131.
- Niemelä J., D.J. Kotze, S. Venn, L. Penev, I. Stoyanov, J. Spence, D. Hartley et E. Montes de Oca, 2002. Carabid beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) across urban-rural gradients: an international comparison. *Landscape Ecology* 17: 387-401.
- Niemelä J., J. Kotze, A. Ashworth, P. Brandmayr, K. Desender, T. New, L. Penev, M. Samways et J. Spence, 2000. The search for common anthropogenic impacts on biodiversity: a global network. *Journal of Insect Conservation* 4: 3-9.
- Niemelä J., J.R. Spence et D.H. Spence, 1992a. Habitat associations and seasonal activity of ground-beetles (Coleoptera: Carabidae) in central Alberta. *The Canadian Entomologist* 124: 521-540.

- Niemelä J., J.R. Spence et H. Càrcamo, 1997. Establishment and interactions of carabid populations: an experiment with native and introduced species. *Ecography* 20: 643-652.
- Niemelä J., Y. Haila et P. Punttila, 1996. The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. *Ecography* 19: 352-368.
- Niemelä J., Y. Haila, E. Halme, T. Pajunen and P. Punttila, 1992b. Small-scale heterogeneity in the spatial distribution of carabid beetles in the southern Finnish taiga. *Journal of Biogeography* 19: 173-181.
- Noss R.F., 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4: 355-364.
- Oliver I. et A.J. Beattie, 1993. A possible method for the rapid assessment of biodiversity. *Conservation Biology* 7(3): 562-568.
- Oliver I., A.J. Beattie et A.A. York, 1998. Spatial fidelity of plant, vertebrates, and invertebrates assemblages in multiple-use forest in eastern Australia. *Conservation Biology* 12(4): 822-835.
- Panzer R. et M.W. Schwartz, 1998. Effectiveness of a vegetation-based approach to insect conservation. *Conservation Biology* 12(3): 693-702.
- Pearce J., D. Schuurman, L. Venier et J. McKee, 2002. Carabid assemblage of an urban woodlot in Sault Ste Marie, Canada. *The Great Lakes Entomologist* 35(2): 161-170.
- Pearce J.L., L.A. Venier, J. McKee, J. Pedlar et D. McKenney, 2003. Influence of habitat and microhabitat on carabid (Coleoptera: Carabidae) assemblages in four stand types. *The Canadian Entomologist* 135: 337-357.
- Petren K. et T.J. Case, 1998. Habitat structure determines competition intensity and invasion success in gecko lizards. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*. 95: 11739-11744.
- Pharo E.J., A.J. Beattie et D. Binns, 1999. Vascular plant diversity as a surrogate for bryophyte and lichen diversity. *Conservation Biology* 13: 282-292.
- Poole A., M. Gormally and M.S. Skeffington, 2003. The flora and carabid beetle fauna of a mature and regenerating semi-natural oak woodland in south-east Ireland. *Forest Ecology and Management* 177: 207-220.

- Pyle R., M. Bentzien et P. Opler, 1981. Insect conservation. *Annual Review of Entomology* 26: 233-258.
- Rainio J. et J. Niemelä, 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 12: 487-506.
- Rebele F., 1994. Urban ecology and special features of urban ecosystems. *Global Ecology and Biogeography Letters* 4: 173-187.
- Redak R.A., 2000. Arthropods and multispecies habitat conservation plans: Are we missing something? *Environmental Management Supplement* 26(1): 97-107.
- Refseth D., 1980. Ecological analyses of carabid communities potential use in biological classification for nature conservation. *Biological Conservation* 17: 131-141.
- Reitz S.R. et J.T. Trumble, 2002. Competitive displacement among insects and arachnids. *Annual Review of Entomology* 47: 435-465.
- Rodrigues J.J.S. et K.S. Jr et A. Ruzszyk, 1993. Ressources and conservation of Neotropical butterflies in urban forest fragments. *Biological Conservation* 64: 3-9.
- Rosenberg D.M., H.V. Danks, et D.M. Lehmkuhl, 1986. Importance of insects in environmental impact assessment. *Environmental Management* 10 (6): 773-783.
- Rykken J.J., D.E. Capen et S.P. Mahabir, 1997. Ground beetles as indicators of land type diversity in the Green Mountains of Vermont. *Conservation Biology* 11(2): 522-530.
- SAS Institute, 2002. JMP5.0.1 SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Savard J.-P.L., P. Clergeau et G. Mennechez, 2000. Biodiversity concepts and urban ecosystems. *Landscape and Urban Planning* 48: 131-142.
- Sax D.F. et S.D. Gaines, 2003. Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology and Evolution* 18(11): 561-566.
- Sénécal G. et D. Saint-Laurent, 1999. Espace libres et enjeux écologiques : deux récits du développement urbain à Montréal. *Recherches Sociographiques* XL(1): 33-54.

- Shea K. et P. Chesson, 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17(4): 170-176.
- Simberloff D. et B.V. Holle, 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1: 21-32.
- Simpson E.H., 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- Small E.C., J.P. Sadler et M.G. Telfer, 2003. Carabid beetle assemblages on urban derelict sites in Birmingham, UK. *Journal of Insect Conservation* 6: 233-246.
- Southwood T.R.E., V.K. Brown et P.M. Reader, 1979. The relationship of plant and insect diversities in succession. *Biological Journal of the Linnean Society* 12: 327-348.
- Spence J.R. et H. Spence, 1988. Of ground-beetles and men: Introduced species and the synanthropic fauna of western Canada. *Memoir of the Entomological Society of Canada* 144: 151-168.
- Spence J.R. et J.K. Niemelä, 1994. Sampling carabid assemblages with pitfall traps: the madness and the method. *The Canadian Entomologist* 126: 881-894.
- Suarez, A.V., D.T. Bolger et T.J. Case, 1998. Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal southern California. *Ecology* 79: 2041-2056.
- Taylor R.J. et N. Doran, 2001. Use of Terrestrial invertebrates as indicators of the ecological sustainability of forest management under the Montreal process. *Journal of Insect Conservation* 5: 221-231.
- Terrell-Nield C., 1990. Is it possible to age woodlands on the basis of their carabid beetle diversity? *The Entomologist* 109(3): 136-145.
- Tews J., U. Brose, V. Grimm, K. Tielbörger, M.C. Wichmann, M. Schwager et F. Jeltsch, 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79-92.
- Thiele, H-U., 1977. *Carabid beetles in their environments*. Springer-Verlag, Berlin. 369p.
- Turner L.M., 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology* 33: 200-209.

- Usher M.B., F.J. Kruger, I.A.W. Macdonald, L.L. Loope et R.E. Brockie, 1988. The ecology of biological invasions into nature reserves: an introduction. *Biological Conservation* 44: 1-18.
- Usher M.B., 1988. Biological invasion of nature reserve: a search for generalisations. *Biological Conservation* 44: 119-135.
- Vitousek P.M., 1990. Biological invasion and ecosystem process: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57: 7-13.
- Vitousek P.M., C.M. D'Antonio, L.L. Loope et R. Westbrooks, 1996. Biological invasion as global environmental changes. *American Scientist* 84: 468-478.
- Wallin, H. 1986. Habitat choice of some field-inhabiting carabid beetles (Coleoptera : Carabidae) studied by recapture of marked individuals. *Ecological Entomology* 11: 457-466.
- Watts C.H. et G.W. Gibbs, 2002. Revegetation and its effect on the ground-dwelling beetle fauna of Matiu-Somes island, New Zealand. *Restoration Ecology* 10(1): 96-106.
- Watts C.H. et M-C. Larivière, 2004. The importance of urban reserves for conserving beetles communities: a case study from New-Zealand. *Journal of Insect Conservation* 8: 47-58.
- Weaver J. C., 1995. Indicators species and scales of observation. *Conservation Biology* 9(4): 930-942.
- Wiser S.K., R.B. Allen, P.W. Clinton et K.H. Platt, 1998. Community structure and forest invasion by an exotic herb over 23 years. *Ecology* 79(6): 2071-2081.